

SÉRIE A. N° 1031

N° D'ORDRE

1868

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. M. ROSE

AGRÉGÉ DE L'UNIVERSITÉ, CHEF DE TRAVAUX DE ZOOLOGIE GÉNÉRALE A LA FACULTÉ
DES SCIENCES D'ALGER

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DU
PLANKTON ; LE PROBLÈME DES MIGRATIONS VERTICALES
JOURNALIÈRES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

29 OCT

devant la Commission d'examen.

1925

MM. DUBOSCQ

Président.

JOLEAUD

GUILLIERMOND } *Assesseurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1925

SÉRIE A. N° 1031

N° D'ORDRE

1868

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. M. ROSE

AGRÉGÉ DE L'UNIVERSITÉ, CHEF DE TRAVAUX DE ZOOLOGIE GÉNÉRALE A LA FACULTÉ
DES SCIENCES D'ALGER

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DU
PLANKTON ; LE PROBLÈME DES MIGRATIONS VERTICALES
JOURNALIÈRES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. DUBOSCQ

Président.

JOLEAUD

GUILLIERMOND

} *Assesseurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1925

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen M. MOLLIARD, *Professeur*, Physiologie végétale.

Doyen honoraire P. APPELL.

Professeurs honoraires.

P. PUISEUX.
V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.



Professeurs

EMILE PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KENIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
H. ANDOYER Astronomie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
E. HAUG Géologie.
H. LE CHATELIER Chimie générale
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie minérale.
Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
H. ABRAHAM Physique.
E. CARTAN Mécanique rationnelle.
L. LAPICQUE Physiologie.
L. GENTIL Géographie physique.
E. VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
A. LEDUC Physique théorique et physique céleste.
Léon BERTRAND Géologie appliquée et géologie régionale.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER Physiologie comparée.
É. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD Botanique.
C. MAURAIN Physique du globe.
P. MONTEL Mécanique rationnelle.
P. WINTREBENT Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
M. TIFFENEAU Chimie (Enseignement (P. C. N.))
E. JULIA Mathématiques générales.
E. HÉROUARD Zoologie.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement (P. C. N.)).
G. SAGNAC Physique théorique et physique céleste.
E. PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.).
V. AUGER Chimie analytique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. GUILLET Physique.
C. MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM Botanique.
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.

Secrétaire Daniel TOMBECK.

AVANT-PROPOS

Les recherches exposées en détail dans ce mémoire ont été effectuées, d'une part dans le laboratoire d'histoire naturelle du Prytanée militaire de La Flèche, pour les formes d'eau douce ; d'autre part, à la Station biologique de Roscoff, pour les formes marines.

Commencées en 1907, elles se sont poursuivies jusqu'à ce jour, et durent encore. Elles n'ont été possibles que grâce à de précieux encouragements, qui m'ont permis de travailler dans des conditions d'isolement très pénibles, particulièrement en ce qui concerne la bibliographie.

Aussi, je me fais un devoir de remercier tous ceux qui ont bien voulu s'intéresser à mes travaux, et faciliter un effort difficile et prolongé.

Tout d'abord, je dois un souvenir très ému et très reconnaissant à mon premier maître, JULES LAURENT, professeur au Lycée et à l'École de médecine de Reims. C'est lui qui, le premier, a reconnu une vocation affirmée de très bonne heure, l'a fortement développée et, par son exemple de savant courageux et modeste, a tant contribué à ma formation intellectuelle et morale. Je sais tout ce que je dois à cette belle intelligence et à ce grand cœur, et j'en garde un souvenir ineffaçable.

Dès le début de mes recherches, ALFRED GIARD a manifesté pour moi une sympathie très précieuse et très réconfortante, que je n'ai jamais oubliée.

YVES DELAGE m'a toujours reçu à Roscoff avec une affectueuse amabilité ; il s'est beaucoup intéressé à mes efforts et m'a prodigué des marques d'estime qui me furent d'un soutien moral inappréciable.

M. le professeur CH. PÉREZ a continué de me recevoir très cordiale-

ment à Roscoff, et il voudra bien me permettre de lui offrir l'assurance de ma vive gratitude.

Enfin, c'est avec une très profonde émotion que je remercie M. le professeur O. DUBOSCQ qui, depuis de très longues années, fut pour moi un guide si précieux, un maître vénéré, un conseiller affectueux auquel je dois tant. Qu'il me laisse lui exprimer ici toute ma respectueuse reconnaissance ; lui dire combien je suis fier de l'amitié dont il m'a donné tant de preuves si délicates et dont je sais tout le prix.

Je ne puis citer tous ceux qui m'ont aidé et soutenu : la liste en serait trop longue. Mais je peux leur affirmer que je n'ai pas perdu le souvenir des services qu'ils m'ont rendus, et leur adresse du fond du cœur mes remerciements les plus chaleureux.

Juillet 1925.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA

BIOLOGIE DU PLANKTON

LE PROBLÈME DES MIGRATIONS VERTICALES JOURNALIÈRES

PAR

M. ROSE

Agrégré de l'Université
Chef des Travaux de zoologie générale à la Faculté des Sciences d'Alger

SOMMAIRE

INTRODUCTION	388
PREMIERE PARTIE	
CHAPITRE PREMIER. Étude des théories explicatives de la migration verticale.....	390
Théorie de A. Weismann (1877) (p. 390). — Théorie de Fuchs (1882-1883) (p. 391). — Théorie héliotropique de J. Loeb (1890, 1906, 1913, etc.) et théories tropistiques apparentées (p. 393). — Les idées de Giesbrecht (1892) (p. 400). — Les idées de Steueur (1910) (p. 402). — Théorie physique d'Ostwald (p. 404). — Les conceptions de Menke (1911) (p. 412). — Les travaux d'Esterly (1907-1919) (p. 414).	
CHAPITRE II.....	419
Le matériel d'études (p. 419). — Les techniques (p. 421).	
DEUXIÈME PARTIE : LES FAITS EXPÉRIMENTAUX	
Généralités	422
CHAPITRE PREMIER. Animaux non phototropiques	423
1. Méduses d'Hydres : <i>Phialidium hemisphericum</i>	423
Action de la lumière (p. 423). — Action de la température (p. 423). — Action de la concentration (p. 427).	
2. Cydippides : <i>Pleurobrachia pileus</i> FABRICIUS.....	429
Action de la lumière (p. 429). — Action de la température (p. 429). — Action de la concentration (p. 430).	
3. Chétognathes : <i>Sagitta bipunctata</i> QUOY et GAIMARD.....	431
4. Résumé général du chapitre premier.....	432
CHAPITRE II. Animaux phototropiques.....	433
I. Daphnies : <i>Daphne longispina</i> MULLER O. F.....	433
A. Action de la lumière.....	433
1. Phototropisme : Influence de l'intensité lumineuse sur le phototropisme (p. 435). — Influence de la nature des radiations (p. 435). — Influence de la pression (p. 436). — Influence du milieu chimique (p. 436).	
2. Sensibilité différentielle lumineuse.....	440

B. Action de la température.....	444
1. Thermotropisme.....	444
2. Sensibilité différentielle thermique.....	445
3. Action directe sur le niveau de flottaison.....	447
C. Sensibilité différentielle chimique.....	447
Résumé.....	448
II. Nauplii de Balanes.....	449
III. Zoés de <i>Maia squinado</i>	450
IV. Copépodes.....	451
A. Action de la lumière.....	452
1. Phototropisme: généralités, renversement de la réaction phototactique en fonction de l'intensité et du temps (p. 452). — Action de la température sur le phototropisme (p. 465). — Action de la dilution (p. 465). — Action de la surconcentration (p. 465). — Action des agents chimiques (p. 466). — Résumé (p. 479).	
2. Sensibilité différentielle lumineuse.....	481
3. Action directe sur le niveau de flottaison.....	481
B. Action de la température.....	484
Sur le phototropisme (p. 484). — Sur le niveau de flottaison (p. 484). — Sensibilité différentielle thermique (p. 485). — Résumé (p. 487).	
C. Action des substances chimiques.....	488
Sur le phototropisme (p. 488). — Sensibilité différentielle chimique (p. 488). — Sur le niveau de flottaison (p. 489). — Action des ions H et OH sur le niveau de flottaison (p. 490).	
D. Action de la concentration.....	491
Sur le phototropisme (p. 491). — Sur le niveau de flottaison (p. 491).	
V. Annélides.....	493
A. <i>Tomopteris helgolandica</i> GREEF.....	493
Phototropisme (p. 493). — Sensibilité différentielle thermique et action de la salinité (p. 494).	
B. Larve de Spionidien.....	494
C. Saccocercis.....	496
Résumé.....	496
Résumé général de la Deuxième Partie.....	496
TROISIÈME PARTIE	
CHAPITRE PREMIER. — Discussion des résultats.....	498
1. Sur l'influence de la lumière : Photocinèse (p. 498). — Phototropisme (p. 499). — Sensibilité différentielle lumineuse (p. 510). — Action directe sur le niveau de flottaison (p. 511).	
2. Sur l'influence de la température.....	512
3. Sur l'influence de la concentration.....	515
4. Sur le géotropisme et les autres tropismes.....	520
CHAPITRE II. Examen critique des théories proposées.....	521
CHAPITRE III. Mes conceptions.....	526
RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS.....	537

INTRODUCTION

Le terme de plankton a été créé par HENSEN, en 1887, pour désigner tout ce qui flotte passivement, mort ou vivant, dans les eaux douces ou marines, et de la surface au fond. Ce mot avait donc une signification très large et très vague. HAECKEL a repris plus tard et vulgarisé ce terme de plankton qui fait maintenant partie du langage scientifique courant.

On définit le plankton de la façon suivante : c'est l'ensemble des êtres vivants, animaux et végétaux, adultes ou larvaires, qui flottent passivement dans les eaux douces ou marines ; ou qui, s'ils nagent, ne peuvent pas résister à des courants même très faibles.

On voit tout le vague d'une telle définition. Elle englobe, en effet, des animaux et des plantes, des êtres adultes et des larves, des formes purement microscopiques (Protistes, Diatomées, etc.), d'autres très petites (Copépodes, Cladocères, larves nombreuses), certaines très grosses (Méduses, Siphonophores, divers Tuniciers, etc.).

Malgré tout, le plankton constitue un faciès biologique nettement individualisé, et le nombre de problèmes que soulève ce monde planktonique est incalculable. Dans toutes les directions de l'investigation scientifique, le plankton offre des sujets d'étude très variés, très passionnants. Problèmes morphologiques, embryologiques, faunistiques, de biologie générale, océanographiques, pratiques, etc., sollicitent à chaque instant le chercheur.

Or, dès qu'on étudie le plankton d'une région, d'une manière quelque peu suivie, on est immédiatement frappé des variations importantes dans le volume et la composition des pêches recueillies à différents moments. On peut constater l'existence de variations annuelles, saisonnières, et aussi journalières. Si, au même point, par exemple, on fait une pêche au milieu du jour, une autre au milieu de la nuit, toutes autres conditions sensiblement égales, on constate que la différence des volumes recueillis, est comme 1 à 50, 100, ou même davantage. Le plankton nocturne obtenu est infiniment plus abondant que celui de la journée, et aussi bien au point de vue du nombre des individus que de la variété des espèces. Il y a là un très beau phénomène, facilement observable, et d'ailleurs connu depuis longtemps. Il a toujours vivement frappé les planktonologistes de tous les temps et de tous les pays. On a donc ainsi des migrations nycthémerales extrêmement nettes, faciles à constater, mais d'interprétation très délicate et d'explication très difficile.

C'est l'étude de ces migrations verticales du plankton en fonction des jours et des nuits, que l'on va tenter d'esquisser dans les pages qui suivent. Mais avant d'entrer dans le détail des expériences réalisées et l'exposé des résultats acquis, il convient de donner les diverses théories proposées pour l'explication de la migration diurne, et d'analyser les principaux travaux parus sur le même sujet.

Nous allons donc examiner rapidement les théories de WEISMANN, de FUCHS, de LOEB, de Wolfgang OSTWALD, les idées de GIESBRECHT, de STEUER et de quelques autres, les travaux de C.-O. ESTERLY, etc.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

Étude des théories explicatives de la migration verticale journalière

I. — Théorie de Weismann (1877)

Il explique la montée et la descente quotidienne des animaux pélagiques, en admettant que leur œil est adapté à une intensité lumineuse de valeur moyenne.

Le jour, ils descendent jusqu'à une zone où elle est réalisée; la nuit, ils remontent pour l'atteindre derechef. Cette adaptation, source de leurs mouvements verticaux, serait favorable à la conservation de l'espèce. En effet, elle rend les animaux capables de poursuivre leur nourriture à tout moment de la journée, et d'explorer, en l'exploitant, une couche d'eau plus considérable que s'ils vivaient constamment en surface ou à une profondeur fixe.

CHUN, en 1887, combat cette théorie avec les arguments suivants. Parmi les crustacés (que vise spécialement WEISSMANN), il s'en trouve beaucoup qui restent le jour en surface. D'autres montent et descendent quotidiennement, mais beaucoup d'entre eux n'ont pas d'yeux; un grand nombre ne descend qu'à 40 ou 50 mètres où la lumière du soleil est très peu atténuée¹, et les animaux dont ils se nourrissent sont en surface en hiver comme en été. Et pour lui, c'est bien plutôt la température qui est la cause des migrations verticales périodiques. Mais CHUN réserve plutôt ce dernier qualificatif aux migrations annuelles, par opposition aux mouvements quotidiens qui sont pourtant, eux aussi, périodiques. Cependant, il admet que les influences thermiques pures règlent aussi les migrations diurnes et nocturnes. Or les variations thermiques journalières de l'eau, d'après BOGUSLAWSKI n'atteindraient qu'à peine

1. On sait maintenant que cette affirmation de CHUN est inexacte, et qu'au contraire, la majeure partie des rayons lumineux est absorbée dans les cinquante premiers mètres.

2° centigrades, chiffre tout à fait insuffisant pour déclancher un mouvement vertical appréciable.

GIESBRECHT combat l'argumentation de CHUN contre la théorie de WEISMANN. Il s'exprime ainsi :

« Le fait que de nombreux crustacés restent indifférents à une forte lumière, et par suite, ne prennent pas part à ces migrations ne prouve rien contre cette théorie de WEISMANN, non plus que le fait que beaucoup d'animaux ne descendent qu'à 30 ou 50 mètres, non plus que celui que, parmi les animaux migrateurs, beaucoup sont dépourvus d'yeux (on peut se représenter très bien que des animaux puissent être amenés à effectuer certains mouvements sous l'influence de la lumière, sans posséder pour cela des organes particuliers pour la percevoir), enfin, l'objection que certains animaux y perdent l'avantage secondaire d'une nourriture constante est sans importance. »

Quoiqu'il en soit de cette discussion, nous devons retenir que le débat n'est pas tranché. Personne n'apporte de fait solide en faveur ou contre l'hypothèse weismannienne. Celle-ci introduit dans le problème qui nous occupe une notion intéressante : celle de l'adaptation des êtres pélagiques à une intensité lumineuse nettement déterminée. En d'autres termes, pour employer le langage moderne, les animaux planktoniques seraient, selon WEISMANN, photopathiques, rechercheraient avant tout une intensité lumineuse particulière à laquelle ils seraient adaptés. Par quel mécanisme se fait cette recherche, WEISMANN n'en dit rien de précis. Mais la lecture de son travail laisse croire à une action volontaire ou tout au moins instinctive.

En tous cas, les tendances finalistes de l'auteur sont franchement indiquées et semblent bien même dominer toute sa pensée. Enfin, dans la migration périodique journalière, l'excitant lumineux interviendrait absolument seul.

II. — Théorie de Fuchs (1882-1883)

FUCHS admet que la localisation bathymétrique des animaux pélagiques, est conditionnée par la lumière, et non pas par la température. Pour lui : « les animaux pélagiques sont pour l'immense majorité des animaux de l'obscurité qui, le jour, se tiennent dans les obscures profondeurs de la mer, et la nuit remontent à la surface ».

Les êtres planktoniques craindraient donc la lumière, et descendraient

en profondeur sous l'action de leur leucophobie. Mais, comme le font remarquer GROOM et LOEB, on ne comprend pas pourquoi ces animaux leucophobes remontent la nuit à la surface. S'ils préfèrent l'obscurité à la lumière, ils n'ont aucune raison de quitter les profondeurs où ils ont la nuit qu'ils « désirent ».

Les idées de FUCHS reposent sur des considérations anthropomorphiques, aristotéliennes, comme dit LOEB, basées sur l'existence chez les êtres pélagiques de sentiments humains, ou relevant d'une psychologie très élevée. Les animaux s'enfoncent le jour parce qu'ils « aiment » l'obscurité, « craignent » la lumière et la fuient volontairement. La nuit, ils remontent, la cause de leur peine ayant disparu. A la base de ces théories se trouvent donc les sentiments de douleur et de plaisir, de joie ou de souffrance. Ces sentiments sont totalement incontrôlables, nous n'avons, en somme, devant nous que des explications purement verbales qui échappent à toute vérification expérimentale.

Il en est de même, si l'on parle d'instinct et de volonté, mcts qui prétendent tout éclairer, mais qui par eux-mêmes expliquent peu de chose.

De plus, l'affirmation de FUCHS que les animaux pélagiques sont des animaux de l'obscurité, est parfaitement inexacte pour le plus grand nombre. Déjà, VON GRAFF en 1887, signale qu'il serait plus exact d'en désigner un grand nombre sous le terme d'animaux du demi-jour. On sait maintenant que ces définitions sont erronées. Beaucoup d'espèces pélagiques restent en surface, quelle que soit l'intensité lumineuse. D'autres se tiennent entre deux eaux et présentent des migrations verticales, d'autres enfin restent toujours en profondeur. Il est donc parfaitement illégitime de généraliser et de dire que les animaux pélagiques sont des formes de l'obscurité, du demi-jour ou du jour. D'ailleurs ces qualificatifs n'apprennent absolument rien sur les causes de la migration verticale.

Aussi nous ne nous attarderons pas sur ces vieilles théories, dont la valeur est pratiquement nulle.

III. — Théorie héliotropique de J. Loeb (1890-1891)

Pour LOEB, les migrations périodiques journalières du plankton sont sous la dépendance exclusive de la lumière : la température n'inter-

vient pas. Il critique l'hypothèse de FUCHS, beaucoup trop anthropomorphique et se propose d'étudier au laboratoire les effets de la lumière sur certains animaux pélagiques. Comme matériel d'étude, il choisit les Nauplii de Cirrhipèdes, en particulier ceux de *Balanus perforatus*. Déjà VON WILLEMOES-SUHM avait observé dans la mer les migrations d'une forme voisine à l'état de nauplii, le *Lepas fascicularis*. « Pendant le jour, dit-il, ces larves sont beaucoup plus rares, mais la nuit elles sont si communes qu'on peut en remplir de grands flacons. »

LOEB incrimine donc l'action de l'excitation lumineuse sur ces migrations journalières, mais dans un tout autre esprit que FUCHS. Il constate que les nauplii sont doués d'un héliotropisme positif puissant à l'éclosion et se propose de l'étudier. Ses recherches effectuées à Naples, en collaboration avec T.-T. GROOM, ont duré six mois, pendant la période froide de l'année.

Les deux auteurs commencent par donner leur technique. Ils recueillent des pontes qu'ils font éclore au laboratoire. Les larves sont placées dans des verres cylindriques de 5 centimètres de haut et larges du fond. On les dispose à la lumière d'une fenêtre donnant au nord.

Le matin, on trouve dans les vases, deux amas, l'un superficiel et tourné vers la fenêtre, donc positif ; l'autre négatif, tourné vers la chambre et profond : quelques rares individus vont d'un groupe à l'autre. C'est la lumière qui détermine cette répartition, de nombreuses expériences et très variées le démontrent sans doute possible. Ce n'est pas une question d'« amour » pour la lumière ou l'obscurité qui intervient, car on peut faire passer les animaux négatifs de l'ombre au soleil sans changer le sens de leur réaction fondamentale. C'est uniquement la direction des rayons lumineux qui agit, d'une manière absolument « tyrannique ».

Les auteurs étudient ensuite l'effet des diverses lumières, l'influence de la nature des radiations sur le phototropisme. La lumière rouge est sans effet, la partie moyenne et surtout extrême du spectre sont efficaces. Enfin, à 25°, les mouvements sont plus rapides et plus nets qu'à 15°.

Un long séjour à l'obscurité rend tous les nauplii positifs : ils le restent toujours si l'intensité lumineuse est très faible. Si elle est assez forte, des individus deviennent négatifs et en nombre d'autant plus grand, et d'autant plus vite que la lumière est plus intense. Il y a donc renversement du signe de la réaction en fonction : 1° de l'intensité lumineuse ; 2° du temps qui s'écoule.

Et l'expérience prouve que cela est bien dû à la lumière seule et non

à un phénomène périodique d'origine interne (veille ou sommeil).

S'appuyant sur des expériences très nombreuses et très variées, LOEB arrive à échafauder la théorie suivante des migrations verticales journalières.

Les phénomènes de la migration verticale périodique quotidienne seraient les mêmes dans un verre d'eau et dans la nature. Le jour, la forte lumière chasse les animaux vers le fond en les rendant négatifs : la lumière faible que le ciel rayonne, même la nuit, les oblige à remonter vers la surface, car ils sont redevenus positifs pour cette faible intensité lumineuse. Dans une mer ouverte, les rayons lumineux viennent de partout sauf du fond, mais ce sont les rayons verticaux qui sont les plus abondants et les plus efficaces ; ils décident du sens du mouvement qui sera vertical. En somme, ce qui provoque la migration verticale périodique des animaux, c'est que : 1° ils sont héliotropes ; 2° que le phototropisme change de signe avec l'intensité lumineuse. Il est positif en lumière faible, négatif en lumière forte.

La température a une influence pratiquement négligeable. Dans une mer un peu profonde, les animaux ne vont pas jusqu'au fond, parce que la lumière diminue avec l'épaisseur de la couche d'eau traversée. Ils arrivent donc dans une zone d'intensité lumineuse telle qu'ils deviennent positifs et remontent jusqu'à une autre couche plus éclairée où ils redevennent négatifs et redescendent. Ils oscillent donc entre deux couches limites qui marquent en quelque sorte les intensités lumineuses critiques pour lesquelles un changement de signe de l'héliotropisme se produit.

L'amplitude de la migration vers le fond ne peut pas être très grande à cause de la vitesse de progression des larves qui est faible, environ un millimètre par seconde, soit 3-4 mètres à l'heure, ce qui pour une journée de dix heures correspondrait à une descente de 30-40 mètres. Cette valeur de la plongée correspond à celle qui a été mesurée par WEISSMANN sur le plankton lacustre d'eau douce, qui serait régi par les mêmes lois.

LOEB retrouve chez une larve d'annélide polychète (probablement spionidienne) des faits absolument comparables, héliotropisme positif puissant présentant les mêmes variations périodiques, et explique par la même théorie ses migrations journalières.

Mais chez les Copépodes, il arrive à des résultats expérimentaux différents, l'héliotropisme n'est pas réversible, mais il signale qu'on trouve certains de ces crustacés en surface à tout moment du jour et de l'année.

Enfin, LOEB explique toujours par la même théorie purement tropistique les migrations annuelles du plankton, migrations qui pour CHUN seraient uniquement dues à des variations thermiques de l'eau sans intervention de la lumière.

Les variations périodiques du phototropisme ont été retrouvées par GROOM et LOEB chez les nauplii de *Chthalamus stellatus*, *Lepas pectinata* et par HOECK sur ceux de *Balanus balanoides*.

Aussi LOEB a-t-il fini plus tard, par considérer sa théorie tropistique comme une explication générale de la migration journalière du plankton.

Mais ses recherches personnelles poursuivies sur l'héliotropisme et ses variations sous l'influence des facteurs physico-chimiques externes, les critiques qu'on a formulées contre sa théorie primitive et les contradictions flagrantes qu'elle présente souvent avec les faits observés dans la nature, l'ont amené à la retoucher peu à peu, à la modifier et à la compléter. Elle a donc subi le sort de toutes les grandes théories biologiques qu'il a construites.

En 1893, LOEB étudie le phototropisme des larves de *Polygordius*. Il signale que leur héliotropisme est positif dans les eaux froides, tandis qu'il est négatif dans les eaux chaudes. La concentration (addition de chlorure de sodium à l'eau de mer normale) produit le même effet que le refroidissement, la dilution travaille comme l'élévation de température. Il en est de même très probablement, pour *Temora longicornis*. LOEB déclare avoir examiné à ce point de vue des Copépodes, des larves de Crustacés, des Vers, des Mollusques et n'avoir pas trouvé un animal pélagique de ces groupes qui ne devienne temporairement ou définitivement positif pour la lumière, dans certaines conditions. Enfin, le géotropisme interviendrait aussi dans la migration. Le géotropisme positif et le phototropisme négatif travaillent dans le même sens, comme aussi le géotropisme négatif et le phototropisme positif.

En 1906, LOEB constate que les Copépodes d'eau douce, les Daphnies, prennent un très puissant héliotropisme positif sous l'action de l'acide carbonique et des acides dilués. Le même fait se retrouve chez les larves de Balanes, et aussi chez les *Gammarus* d'eau douce. Mais pour ces derniers, l'effet ne dure que quelques secondes.

Pour le savant américain, la lumière reste le facteur essentiel de la migration verticale, mais son action peut être influencée par des interventions étrangères, dont les principales sont les acides et la température. L'explication du mécanisme de la migration diurne devient la suivante :

Lorsque les animaux descendent, ils rencontrent des couches plus froides progressivement et ils finissent par arriver dans des eaux à température telle que leur phototropisme devient positif. Ils remontent donc. Les eaux superficielles se refroidissent le soir, les animaux atteignent des couches de plus en plus hautes et finalement la surface par suite de la persistance de leur phototropisme positif. Aussi longtemps que les eaux supérieures resteront assez froides, le plankton ne pourra descendre, mais le matin, les eaux s'échauffent de haut en bas, l'héliotropisme disparaît et les animaux descendent. La plongée est arrêtée par les couches froides profondes et le mouvement recommence. Le fait que les acides et surtout l'acide carbonique provoquent l'héliotropisme positif trouve aussi son application. En effet, l'acide carbonique disparaît des eaux le matin, par suite de l'assimilation chlorophyllienne des plantes vertes, l'héliotropisme positif diminue ou se trouve détruit complètement et les animaux plongent. Le soir, la fonction chlorophyllienne des végétaux verts s'arrête, l'acide carbonique augmente peu à peu dans l'eau et l'héliotropisme positif se trouve déclenché. Il faut, en outre, ajouter que l'intensité lumineuse intervient aussi. En lumière forte, certaines espèces prennent un phototropisme négatif, action que produisent également les rayons violets et ultra-violets. On peut donc comprendre que les animaux montent la nuit et descendent le jour.

En 1908, LOEB ajoute encore deux facteurs accessoires, la viscosité de l'eau et le géotropisme.

Plus tard encore, en 1913, il revient sur la question et reproduit les mêmes conclusions générales sur les facteurs conditionnant la migration verticale journalière. Il reparle des effets de la température et de l'acide carbonique et il dit en propres termes que la migration périodique profonde des organismes pélagiques est due aux conditions externes qui déterminent un changement périodique dans le sens de leur héliotropisme. Il dit aussi : les processus chimiques déterminés par la lumière influencent la durée et le sens de l'héliotropisme de la manière suivante : un éclaircissement plus puissant accroît la tendance à l'indifférence ou à l'héliotropisme négatif, tandis qu'une lumière faible et continue augmente la tendance à l'héliotropisme positif.

Le dépouillement des travaux de LOEB montre que, pour lui, le facteur essentiel de la migration verticale journalière est le changement périodique du signe de l'héliotropisme, en fonction des conditions externes. Son but évident est de trouver une explication simple, unique et générale

de cette migration. Sans aucun doute, cette explication réside dans le changement du signe du phototropisme, et s'applique à tout le plankton, bien qu'il ne l'ait jamais dit expressément.

Dès son apparition, la théorie héliotropique de LOEB a été accueillie très favorablement par de nombreux savants. Elle séduisait par sa simplicité. On avait l'impression de posséder la clef permettant de comprendre des phénomènes d'interprétation jusqu'ici très difficile et très délicate, ou même totalement indéchiffrables. On croyait se trouver en présence d'une vaste synthèse, d'une loi fondamentale, comparable à celles que l'on admire dans le domaine physique ou chimique. Aussi, beaucoup d'auteurs, avec le zèle un peu intempestif et brouillon des néophytes se sont-ils lancés dans le sillage du maître, et ont-ils voulu compléter et perfectionner son œuvre sur ce point. On fit alors intervenir, souvent sans aucun contrôle ou après des études beaucoup trop sommaires, tous les tropismes ou tactismes que l'on signalait dans les réactions des êtres vivants. Chemotactisme, tigmotactisme, barotactisme, rhéotactisme, trophotactisme, etc., se virent tour à tour invoqués dans cette période de l'apogée des tropismes, et on leur fit jouer les rôles les plus disparates et les plus curieux. Tout mouvement devint une combinaison de tropismes les plus étranges. Le temps a fait justice de tout ce fatras, dont il ne reste pratiquement plus grand'chose.

Nous devons cependant signaler un travail de G.-H. PARKER sur *Labidocera aestiva*, publié en 1902. PARKER croit que le comportement de ce Copépode observé au laboratoire imite sans aucun doute, les migrations naturelles des *Labidocera* femelles dans la mer. Il explique ainsi ces migrations : « Les femelles montent à la surface avec le coucher du soleil, parce qu'elles sont positivement phototropiques à la lumière faible et négativement géotropiques, elles descendent en eau profonde avec le lever du soleil, parce qu'elles sont négativement phototropiques en forte lumière (leur géotropisme négatif étant moins fort que leur phototropisme). Les mâles suivent les femelles en migration, parce qu'ils sont probablement chimiotropiques positifs pour les femelles. » Il ajoute qu'une telle explication ne doit pas s'appliquer aux autres espèces pélagiques qui émigrent en même temps que *Labidocera*.

En 1908, BAUER s'élève contre les conclusions de LOEB. En étudiant l'action de la lumière sur les *Mysis*, il constate que ces Crustacés ne réagissent pas du tout de la même façon vis-à-vis de la lumière, selon qu'ils la reçoivent horizontalement ou par-dessus. Une controverse

aigre-douce s'engage entre BAUER et LOEB, le premier maintenant ses conclusions, le second affirmant que dans les deux cas, les *Mysis* sont phototropiques positives. Plus tard, en réponse au biologiste américain, BAUER déclare que sa critique porte surtout contre la pratique d'appliquer au problème de la migration les résultats obtenus dans les expériences avec la lumière horizontale, tandis que dans la nature les animaux reçoivent de la lumière verticale à laquelle ils réagissent autrement, dans certains cas au moins.

BURCKHARDT, en 1910, a exposé impartialement cette discussion entre les deux savants, qui n'aboutit d'ailleurs à aucun résultat.

EWALD (1910-1912) étudie le mouvement des Cladocères d'eau douce (*Daphnia*) et des larves de Balanes. Il conclut de ses recherches que la lumière est un facteur important, mais qu'il n'est pas nécessaire de faire intervenir le changement périodique du signe de l'héliotropisme. Les formes étudiées montrent des « périodes de locomotion », qui sont objectivement des descentes et des ascensions alternatives. Si la lumière croît, la nage cesse et les animaux tombent passivement et quand ils arrivent dans une région de plus faible intensité lumineuse le mouvement natatoire reprend. Il y a ainsi des périodes successives d'inhibition et de stimulation qui ont pour effet de maintenir les animaux dans des zones d'intensité lumineuse égale tout le jour. Ils descendent donc le matin, s'élèvent le soir, sans manifester jamais de réactions héliotropiques positives ou négatives.

DICE publie en 1914 un important travail sur les mouvements de *Daphnia*. Pour lui, la migration verticale n'est pas produite par les variations du phototropisme et de son signe, mais par celles du géotropisme. « L'accroissement d'intensité lumineuse produit le géotactisme positif, le décroissement le géotactisme négatif. » Il aboutit à la conclusion suivante : « Les mouvements diurnes de *Daphnia* sont causés surtout par les variations du géotropisme induits par les changements d'intensité lumineuse. »

Ainsi donc, pour LOEB c'est le phototropisme qui est le facteur principal, que les agents externes peuvent plus ou moins modifier et qui peut interférer avec le géotropisme ; tandis que pour DICE, c'est le géotactisme qui est la cause essentielle du mouvement et qui varie avec les conditions du milieu, surtout l'éclairement.

Déjà, en 1907, HARPER avait émis des idées du même ordre. Il s'était adressé pour ses recherches à des larves d'insecte, de *Corethra*. Il cons-

tate qu'elles sont géotropiques positives en lumière forte, géotropiques négatives en lumière faible. Elles doivent donc descendre quand l'intensité lumineuse grandit (jour) et monter quand elle décroît (nuit).

A la même date (1907) ESTERLY expérimentant sur un Copépode d'eau douce (*Cyclops albidus*), étudie avec soin ses réactions à la lumière de différentes intensités et insiste sur les variations du géotropisme en fonction de l'éclairement. Nous reviendrons longuement sur les travaux de cet auteur.

Signalons pour mémoire, les idées très particulières de FRANZ (1911-1912-1913). Pour lui, la migration verticale quotidienne n'existe pas ! Si l'on prend plus d'animaux la nuit que le jour, c'est qu'ils ne voient pas le filet, et ne peuvent se sauver. Le jour, il y en a autant en surface que la nuit, mais comme ils peuvent apercevoir l'engin meurtrier, ils s'esquivent devant lui !!! Inutile de nous appesantir sur des conceptions aussi originales.

Dans cette rapide revue des travaux concernant les tropismes dans leurs rapports avec la migration verticale journalière, j'ai volontairement laissé de côté mes recherches personnelles. Commencées en 1907, sur le plankton d'eau douce (*Daphnies*), elles ont été poursuivies régulièrement depuis cette date, en même temps qu'étendues au plankton marin et durent encore. Il n'y a eu, dans cette longue série de travaux, qu'une interruption de cinq ans due à la guerre. Les résultats obtenus seront exposés en détail dans la seconde partie de ce mémoire.

Essayons maintenant, de jeter un coup d'œil d'ensemble sur la théorie héliotropique de LOEB, sur les théories tropistiques qui en dérivent et lui sont plus ou moins apparentées.

Nous avons vu que, primitivement, la théorie loebienne était très simple : les animaux se déplacent sous l'action de l'excitant lumineux seul, grâce à l'existence d'un héliotropisme positif qui change périodiquement de signe. Mais sous la pression des faits, des expériences de l'auteur lui-même sur le phototropisme animal, la théorie primitive perd peu à peu de sa simplicité, par l'adjonction de facteurs accessoires qui interviennent pour modifier plus ou moins le mouvement. LOEB prend en considération, en dehors de la lumière, l'action des acides, surtout l'acide carbonique, de la température, des substances chimiques externes ou qui prennent naissance dans le corps, du géotropisme, de la viscosité de l'eau, etc. Peu à peu, la théorie primitive se complique et devient de plus en plus touffue. Elle perd en intérêt ce qu'elle gagne en étendue,

mais reste toujours plus ou moins reconnaissable. Le facteur essentiel reste la lumière et le phototropisme qu'elle déclanche, mais ce dernier peut être plus ou moins modifié par des causes externes.

En face de la théorie loebienne orthodoxe, purement phototropique, se construisent peu à peu des hypothèses basées sur d'autres faits et d'autres expériences. C'est un autre tropisme, d'ailleurs mal défini, qui joue le rôle fondamental. La pesanteur remplace la lumière, le géotropisme détrône l'héliotropisme. Dans ce cas, les facteurs externes, parmi lesquels l'énergie lumineuse est surtout active, interviennent en modifiant l'intensité ou le signe du géotropisme. La lumière n'a donc plus qu'une importance secondaire au lieu de rester la cause primordiale de la migration. Mais à part cela, les nouvelles théories sont plus ou moins calquées sur celle du biologiste américain : l'attribution du rôle essentiel seule est changée.

Enfin, d'autres auteurs font agir d'une manière à peu près équivalente la lumière et la pesanteur et combinent le phototropisme et le géotropisme.

Quelques voix discordantes s'élèvent dans ce chœur à deux motifs et repoussent l'idée que le mouvement vertical est dû à des réactions d'ordre tropique, ou invoquent des facteurs différents.

IV. — Les Idées de Giesbrecht (1892)

Pour GIESBRECHT, « les Copépodes offrent de grandes différences dans leur manière de se comporter à l'égard de la lumière. Il y a des espèces qui ne sont jamais capturées dans les profondeurs (*Anomalocera*, *Pontella*) ; d'autres qu'on ne peut trouver de jour en surface, qu'isolément (*Hemicalanus*, *Augaptilus*, etc.), et enfin, d'autres, et c'est peut-être le plus grand nombre, que l'on capture ou que l'on ne rencontre pas de jour en surface, selon la saison, le vent ou le temps, et qui dans le bocal aussi, ne manifestent ni attirance, ni dégoût particulier pour la lumière. »

GIESBRECHT expose la théorie de FUCHS, la critique fortement et la rejette comme insuffisante et reposant sur des affirmations inexactes. A propos de l'hypothèse de WEISMANN, il rapporte l'argumentation critique de CHUN qu'il combat vivement comme nous l'avons vu plus haut (page 391). Puis, il parle de la théorie héliotropique de GROOM et

LOEB et fait à leurs expériences la critique suivante : « Mais ces expériences ne démontrent pas du tout l'existence d'un héliotropisme négatif, car GROOM et LOEB ne se rendent pas compte de la répartition de la lumière dans un verre cylindrique plein d'eau, éclairé d'un côté ; ils tiennent pour la plus sombre la partie de l'eau qui, en réalité, est la plus éclairée. »

Il faut reconnaître que cette critique n'a aucune valeur. GIESBRECHT semble n'avoir pas bien saisi la pensée des deux auteurs précités. Pour eux, en effet, ce n'est pas la quantité de lumière qui agit, mais uniquement la direction des rayons. C'est un point sur lequel LOEB a toujours fortement insisté, les animaux sont orientés par la direction de la lumière, d'une manière tyrannique, ils ne recherchent pas une intensité déterminée puisque l'on peut facilement faire passer des animaux négatifs de l'ombre à la forte lumière en utilisant un dispositif expérimental convenable. GIESBRECHT confond manifestement la photopathie et le phototropisme.

Quand un animal se localise dans un champ lumineux d'une intensité particulière à laquelle il est adapté, on dit qu'il est photopathique et, dans ce cas, la lumière ne l'oriente pas nécessairement ; quand au contraire un animal est orienté par la direction des rayons, quelle que soit l'intensité de la lumière afférente, il est phototrope, positif ou négatif, suivant qu'il se tourne vers la source ou s'en éloigne. Dans sa marche, l'animal phototrope peut fort bien passer d'un endroit clair à un endroit plus sombre ou vice-versa, cela n'a aucune importance et ne change rien au phénomène fondamental, qui est l'orientation par le champ lumineux. Cette notion paraît avoir complètement échappé à GIESBRECHT.¹

Il écrit ensuite ceci :

« Si la lumière et la température sont les causes des migrations périodiques verticales, il faut admettre que chaque espèce est adaptée à un certain optimum de lumière et de température, qui pour les unes se trouve plus haut, pour les autres plus bas, qui chez les unes a des

(1) Le terme de *pathies*, semble avoir été utilisé par les divers auteurs, dans deux sens différents.

Pour le plus grand nombre (DAVENPORT, YERKES, etc.) ce serait l'adaptation à une intensité déterminée de l'excitant. Ainsi, YERKES dit en propres termes : la *photopathie* est la réaction à l'intensité lumineuse, le *phototactisme* la réaction à la direction des rayons.

Pour CUÉNOT, les pathies sont « des réactions motrices résultant des changements d'intensité d'un agent externe » (Cité d'après M. MANQUAT, thèse, page 4.) Elles se confondraient donc avec les sensibilités différentes.

limites plus étroites et chez d'autres plus larges, et que la hauteur et les limites peuvent varier selon la phase du développement et autres états de l'animal et il faudra admettre de plus que l'animal s'efforce de rechercher cet optimum. C'est pourquoi les espèces eurythermes et euryphotes (dont l'optimum a des limites si vastes qu'il englobe les variations effectives journalières et annuelles de température et de lumière) n'auront pas à accomplir de migrations, mais au contraire resteront à la surface ; les espèces moins eurythermes et moins euryphotes entreprendront des migrations dont l'étendue correspondra aux limites et à la hauteur de leur optimum, et enfin les espèces dont l'optimum étroitement limité se trouve profond, ne voyageront pas, mais resteront dans les profondeurs. »

On voit, par cet exposé, que GIESBRECHT raisonne uniquement sur les théories des auteurs qui l'ont précédé, discute leurs résultats et leurs interprétations, en tire des conséquences hypothétiques, mais ne prend parti pour aucune opinion. Il n'apporte à l'appui de ses conclusions aucune expérience personnelle, aucune idée originale. Il reste dans l'expectative, prend l'attitude d'un spectateur très attentif et très intéressé par la question, sans contribuer à la résoudre.

V. — Les idées de Steuer (1910)

En 1900, dans son travail sur « das Plankton der alten Donau bei Wien », STEUER constate dans la nature, la migration verticale journalière. Il la retrouve au laboratoire et refait quelques expériences du type de celles de GROOM et LOEB sur les nauplii de Cirrhipèdes. Il signale l'importance de la méthode expérimentale pour l'étude du problème de la migration, confirme dans leurs grandes lignes les résultats des deux auteurs précités, mais arrive à la conclusion que les phénomènes ne sont pas aussi simples que LOEB le pense et doivent être étudiés de très près.

Plus tard, dans son « Planktonkunde », il expose les diverses théories explicatives émises (FUCHS, WEISMANN, LOEB, OSTWALD, etc.) et les travaux de quelques observateurs. Il finit par exprimer les idées suivantes :

« Sauf dans des cas très rares, les migrations verticales n'ont pas lieu de la même manière et dans les mêmes conditions pour tout le plankton. Nous observerons une avant-garde et une arrière-garde, et,

entre les formes qui, dans le jour, descendent peu et pendant un temps très court et les formes qui, la nuit remontent très vite et pour peu de temps, nous rencontrerons de nombreuses transitions. Si les êtres planktoniques étaient assez grands pour que l'on puisse suivre leurs migrations en liberté, nous constaterions le jour comme la nuit des ascensions et des plongées désordonnées et dans le jour nous ne verrions qu'un rassemblement en masse dans le fond et pendant la nuit quelque chose de semblable à la surface.

« Nous nous apercevons aussi que quelques forces réunies d'une manière déterminée agissent sur le plankton. Ainsi, la phototaxie positive combinée à la géotaxie négative et à la thermotaxie positive, agissent comme des gardiens invisibles et cachés pour amener les êtres planktoniques jeunes, à peine sortis de l'œuf, dans les couches superficielles lumineuses, chaudes et riches en nourriture. La phototaxie négative et la thermotaxie négative, unies à la géotaxie positive, favorisent d'autres organismes particulièrement délicats, comme les Velelles par exemple, en les protégeant contre leurs ennemis et en assurant leur tranquillité.

« Mais quand l'âge s'accroît, la susceptibilité s'affaiblit graduellement, les mouvements tactiques diminuent et la nature se fait payer le tribut obligatoire de tous les êtres vivants, en sacrifiant de nombreuses victimes. Puis, le plankton misérable, abandonné par ses gardiens invisibles va vers sa perte, mais les jeunes arrivent avec la substance sensible acquise et emmagasinée dans leur corps et le jeu se renouvelle.

« Pour conclure avec PFEFFER, généralement les susceptibilités tactiques sont adaptées à la réalisation d'un but et de combinaisons déterminées. »

On voit par ces citations, que STEUER fait régler les migrations par le jeu de tropismes combinés entre eux, et, de plus, étroitement adaptés au résultat à atteindre. Il est donc de tendance nettement finaliste, bien qu'il semble admettre pour chaque tropisme particulier un déterminisme rigoureusement mécanique et physico-chimique.

En outre, pour lui, les tropismes dépendent de la présence dans le corps de substances sensibles qui diminuent avec l'âge et le développement. Mais une partie de ces substances est emmagasinée dans l'œuf, sous une forme concentrée et passe à la génération suivante. Il explique ainsi le fait bien connu, que les larves sont bien plus tropiques que les adultes. Mais il est facile de se rendre compte que cette explication n'est autre chose que la transposition dans le domaine des tropismes de la

théorie de l'hérédité de WEISMANN ; en particulier de la transmission du germen au travers des générations successives.

Et toutes les critiques que l'on a faites au weismannisme peuvent s'appliquer avec une force accrue aux idées de STEUER sur ce point.

VI. — Théorie physique de Wolfgang Ostwald (1902)

La théorie physique d'OSTWALD a été amorcée par d'importants travaux préparatoires dus à BRANDT, SCHÜTT, CHUN, WESENBERG-LUND, etc. Déjà, en 1901, SCHRÖTER avait signalé l'importance du frottement interne de l'eau pour le réglage du niveau de flottaison des animaux. Mais ces divers auteurs n'avaient apporté que des faits observés dans la nature et quelques idées éparses.

Ce fut le mérite d'OSTWALD de coordonner les résultats acquis, et d'élaborer une théorie d'ensemble, basée sur des considérations purement physiques. Tout son travail repose sur la notion du flottement et l'étude des conditions physiques de ce phénomène.

Pour OSTWALD, le caractère essentiel du plankton est sa flottabilité, qui le distingue du reste de la faune et de la flore. Il est donc indispensable de définir très exactement, pour commencer, les conditions physico-chimiques du flottement d'un corps quelconque ; la flottabilité des êtres pélagiques n'en sera qu'un cas particulier. Il y a, en somme, une physique du plankton dérivant de la physique générale des corps flottants.

Il faut considérer le flottement d'un corps quelconque, comme une chute ou une descente verticale de vitesse variable, mais toujours faible.

Si la vitesse de chute est positive, le corps tombe sur le fond, plus ou moins rapidement suivant sa valeur ; si la vitesse est nulle, le corps flotte en équilibre, au niveau où il se trouve ; enfin si la chute est négative, le corps remonte vers la surface avec une rapidité plus ou moins grande.

Toutes les conditions physico-chimiques qui peuvent modifier la vitesse de chute, positive ou négative, vont aussi pouvoir agir sur la capacité de flottaison.

Le plankton dans la très grande majorité des cas, est plus lourd que l'eau qui l'entoure ; au repos, il tombera donc lentement sur le fond.

SCHÜTT prétend que les êtres pélagiques sont plus légers que l'eau. Si cette affirmation était exacte, cela ne changerait rien autre chose que le sens du mouvement et non pas sa vitesse.

La condition principale, essentielle et fondamentale, pour qu'un corps tombe dans l'eau, est qu'il doit être spécifiquement plus lourd que ce liquide ; posséder un certain *excédent de poids*. Cette condition dérive directement de l'application du principe d'Archimède.

La vitesse de chute sera proportionnelle à cet excédent de poids. Posons-le fixé pour l'eau pure. Si le corps en question est plongé dans une solution plus dense, son excédent de poids diminue par rapport au nouveau liquide ; par conséquent la teneur de l'eau en sels et en gaz dissous va modifier la valeur relative de l'excédent de poids du corps, par rapport au fluide environnant et la vitesse de chute sera ralentie. Cette vitesse est donc fonction de la salinité et de la densité du fluide.

Elle dépend aussi de la température de l'eau, directement, si l'on peut dire. Mais ce facteur, au point de vue exclusif des variations de densité de l'eau et du corps en chute, n'a qu'un rôle très minime, négligeable pour de multiples raisons. En effet, les variations thermiques sont toujours faibles et travaillent en sens inverse sur le corps et sur l'eau. Ainsi, l'eau à 25° a une densité de 0,997098 et à 100° de 0,95863, soit une variation en moins de 4/100 pour un écart thermique de 75°. D'autre part, le corps se dilate, son poids spécifique diminue par conséquent, tandis que sa surface et son volume augmentent.

A côté de l'excédent de poids du corps en chute, il faut faire intervenir aussi son *volume*. Un petit corps tombe plus lentement qu'un corps plus volumineux, s'il a le même excédent de poids et se trouve plongé dans le même liquide. En effet, sa surface relative est plus grande et par suite le frottement qu'il subit dans l'eau plus considérable proportionnellement, puisque la surface croît moins vite que le volume, dans le rapport 2/3.

La vitesse de chute est donc proportionnelle à la surface spécifique du corps. Si deux sphères mégalles ont le même excédent de poids, la plus petite tombera plus lentement que la plus grande, dans un liquide donné. Enfin, il faut faire intervenir la projection horizontale et le diamètre. Plus ils seront grands, plus la chute sera lente. Une feuille de papier tombe plus vite si elle est froissée qu'étalée. Il y a ainsi une *résistance due à la forme*, qui peut varier dans des limites considérables.

Ici, c'est avant tout l'angle que forment les diverses surfaces du corps

en descente, avec sa direction de chute qui est à considérer. Le travail que fournit la résistance de l'eau par unité de surface s'exprime par la formule suivante :

$$\text{Travail} = \text{Force} \times \text{ligne de force} \times \cos E.$$

Cos E représente l'angle d'inclinaison. Il est, en général, réel et atteint sa valeur maximum pour un angle droit.

Enfin, il faut faire intervenir un autre facteur qui est le *frottement interne* (innere Reibung) la ténacité spécifique du liquide, c'est-à-dire sa *viscosité*. C'est ce facteur qui intervient quand par exemple, on mesure la vitesse de chute d'un même corps dans l'alcool ou l'éther et dans la poix. Ce n'est pas la densité spécifique des liquides qui joue le principal rôle, car on peut choisir à la même température, des liquides de même densité, comme par exemple de l'alcool et de la résine ou de la cire fondues. Les vitesses de chute d'un même corps restent très différentes, les viscosités des fluides étant très dissemblables. Agitons du sable dans de l'eau pure, une solution de sucre et de l'huile de paraffine, puis laissons reposer les trois tubes. Nous pourrions constater que c'est dans l'huile que la vitesse de chute est la plus lente, bien que la densité de ce dernier médium soit la plus faible. C'est dans l'eau pure que la vitesse de chute est la plus considérable. Cette expérience très simple montre à l'évidence le rôle de la densité (solution sucrée) et de la viscosité spécifique sur la vitesse de chute d'un corps plongé dans un liquide.

En dehors de l'excédent de poids, la viscosité intervient donc à un très haut degré dans la vitesse des corps en chute dans un fluide. Quels sont maintenant les facteurs physiques qui peuvent modifier le coefficient de viscosité d'un liquide ?

Il y a d'abord la teneur en substance dissoutes, sels ou gaz. Ces derniers ont une influence très minime, pratiquement négligeable. Par contre, les sels sont beaucoup plus importants.

A. GENTHE et W. OSTWALD ont mesuré l'influence du chlorure de sodium dissous sur la viscosité de l'eau. Ils ont montré que dans une solution salée à peu près concentrée, le frottement interne devient double ou triple de celui de l'eau pure ; c'est-à-dire qu'un corps y tombe deux ou trois fois moins vite que dans l'eau pure.

LANDOLT-BORNSTEIN a mesuré le coefficient de viscosité de solutions de sucre de concentrations progressivement croissantes. Soit 1 le frotte-

ment interne de l'eau pure à 20°. On trouve alors les valeurs données par le tableau suivant :

Solutions.	Viscosité.
Eau pure.....	1,
Sucre à 1 %.....	1,0245
Sucre à 10 %.....	1,3312
— 20 %.....	1,8895
— 22 %.....	2,0552
— 25 %.....	2,3497
— 30 %.....	3,0674

Donc à 22%, le frottement interne est déjà double de celui de l'eau pure et à 30 % il est triple.

Enfin, le coefficient de viscosité est très influencé par la température, il diminue fortement à mesure qu'elle s'élève.

Soit 100, le frottement interne de l'eau pure à 0° : pour chacun des 30 ou 40 premiers degrés, il y a une diminution de 2 à 3% par degré. A 25°, le coefficient de viscosité est tombé à la moitié de sa valeur à 0°. Donc, à poids et forme constants, la chute est deux fois plus rapide à 25° qu'à 0°. De 40 à 100°, la diminution du frottement interne est plus pure lente.

En somme, les facteurs qui provoquent la chute d'un corps dans un liquide, peuvent être rangés dans deux catégories :

A. *Facteurs intrinsèques*, qui dépendent du corps en chute.

B. *Facteurs extrinsèques*, qui concernent le liquide dans lequel le corps tombe.

Parmi les facteurs intrinsèques, on trouve : a) l'excédent de poids, b) la résistance due à la forme ; c) le volume et d) la surface spécifiques.

Les deux premiers facteurs jouent le rôle le plus important, les deux autres peuvent être considérés comme accessoires.

Dans les facteurs extrinsèques, on peut signaler : 1° la densité du liquide ; 2° sa teneur en matières dissoutes ; 3° sa température ; 4° son coefficient de viscosité.

Nous pouvons dire que les agents physiques naturels, dans les conditions ordinaires n'agissent guère sur les facteurs intrinsèques ; de même ils n'influencent que fort peu les facteurs extrinsèques, sauf en ce qui concerne l'action de la température sur le coefficient de viscosité.

En s'appuyant sur les considérations précédentes, OSTWALD arrive à établir une formule destinée à mettre en évidence les facteurs physiques principaux, qui peuvent modifier la vitesse des phénomènes de chute.

On a :

$$\text{Vitesse de chute} = \frac{\text{Excédent de poids}}{\text{Résistance due à la forme} \times \text{frottement interne}}$$

ou si l'on préfère :

$$\text{Vitesse de chute} = \frac{\text{Excédent de poids}}{\text{Résistance due à la forme} \times \text{Coefficient de viscosité.}}$$

Si ce rapport est plus grand que zéro, le corps tombe et d'autant plus vite qu'il est plus grand. Si le rapport est égal à zéro, le corps flotte en équilibre à un niveau quelconque, enfin si le rapport est plus petit que zéro, la chute devient négative et le corps remonte plus ou moins vite vers la surface.

OSTWALD écrit ensuite :

$$\begin{aligned} \text{Vitesse de chute} &= \frac{\text{Excédent de poids}}{\text{Résistance due à la forme} \times \text{Frottement interne}} \\ &= \text{Minimum} = \text{Capacité de flottement.} \end{aligned}$$

Nous voyons par cette formule, que les éléments les plus importants de la capacité de flottement sont deux facteurs intrinsèques à peu près invariables, l'excédent de poids et la résistance due à la forme ; et aussi un facteur extrinsèque, le coefficient de viscosité ou frottement interne, très influençable par les variations de température et de salinité.

Et OSTWALD construit sa théorie explicative de toutes les migrations et mouvements verticaux du plankton, en s'appuyant sur ces données.

Pour ce qui est des migrations verticales actives, il accepte en partie la théorie héliotropique de J. LOEB, en applaudissant à la tentative de ce savant d'interpréter les faits par le jeu de forces physico-chimiques. Mais l'effort musculaire d'origine tropique n'interviendrait que dans les mouvements ascensionnels verticaux, dont ils augmenteraient la vitesse. Les mouvements de descente seraient toujours une chute passive.

Pour les organismes non nageurs, les migrations sont identiques dans les deux sens, et même plus efficaces et plus rapides vers le fond, à cause de l'action positive de la pesanteur.

Toutes les migrations verticales seraient dues à l'influence de la température sur le frottement interne et ce seraient les variations pério-

diques de la température de l'eau qui provoqueraient les mouvements d'ascension ou de descente des organismes pélagiques.

Voici comment OSTWALD essaye d'expliquer la migration verticale quotidienne.

Considérons un plankton à vitesse de chute minimum, en un jour normal (mars ou septembre), avec soleil et température moyenne. A l'aurore, ce plankton se trouve en surface. Quelques heures après le lever du soleil, l'eau commence à s'échauffer lentement à partir de la surface libre et jusqu'aux premières heures de l'après-midi, la température des eaux superficielles s'accroît. Cet échauffement diminue le frottement interne, le coefficient de viscosité des eaux de surface et par suite la vitesse de chute des êtres pélagiques augmente fortement. Le plankton descend jusqu'à la rencontre d'une eau froide et assez visqueuse pour que la vitesse de chute devienne égale à zéro. Il flotte alors en équilibre dans cette couche.

Le soir, le plankton va donc se trouver accumulé en profondeur. Mais la surface commence à se refroidir, d'une part, en rayonnant des calories dans l'atmosphère, d'autre part, par échange thermique avec les couches froides plus profondes. Le rayonnement superficiel est activé par les vents qui renouvellent l'air et augmentent l'évaporation. La surface devient donc très froide, plus dense et s'enfonce lentement. L'eau de profondeur plus chaude, parce que moins refroidie par les pertes atmosphériques, remonte et remplace peu à peu les eaux superficielles. Il va donc se créer des courants verticaux qui brassent plus ou moins les eaux. Le plankton est entraîné en surface par l'eau froide qui s'élève, ses mouvements actifs sont aussi plus efficaces dans cette eau plus visqueuse et il restera comme fixé dans cette eau froide devenue superficielle. Le matin, les êtres pélagiques auront repris leur situation de départ.

Il est, d'ailleurs évident que, à cause des différences spécifiques et individuelles, cette migration se fera par échelons. Ainsi, la taille agit sur la vitesse de chute, comme nous l'avons vu à propos du rôle de la surface relative et on comprend les variations de la migration avec l'âge; car avec l'accroissement de taille du corps, il y a variations simultanées de la surface et du volume. Les bons nageurs (adultes) auront aussi une plus grande amplitude de migration que les mauvais (jeunes), la chute sera plus rapide et plus précoce en effet, et la remontée plus vigoureuse.

Le vent, les nuages, les vagues sont des causes perturbatrices de la régularité de la migration, car ils modifient l'échauffement des eaux, les mouvements natatoires, l'orientation des animaux.

Il en est de même des substances dissoutes (sels et gaz) dont la concentration peut varier par l'agitation, la température. Les vagues peuvent peut-être même donner de la chaleur par effet JOULE, transformation d'une partie de leur énergie mécanique en énergie thermique.

La transparence de l'eau ou son opacité, la présence de particules en suspension interviennent aussi. Dans les eaux claires, peu profondes, le réchauffement commence par le fond qui absorbe les rayons. Dans les eaux troubles, c'est la surface qui capte la lumière à peu près seule, et la migration journalière y sera plus nette. Dans les eaux très profondes, la variation thermique n'atteint qu'une certaine épaisseur de liquide, au-dessous de laquelle la température reste constante et la migration n'aura lieu que dans la zone superficielle thermiquement variable. La région de chute thermique rapide, au contact des deux zones (thermocline) sera plus superficielle et plus étroite dans les eaux troubles, plus profonde et moins nette dans les eaux claires.

Les migrations verticales annuelles sont expliquées par OSTWALD, d'une manière analogue. Mais comme la courbe de variation thermique annuelle présente deux maxima, la migration annuelle en présente deux aussi, l'un au printemps, l'autre en automne dans la plupart des cas.

En outre, OSTWALD ne nie pas dans ces migrations périodiques, quotidiennes ou annuelles, le rôle possible et peut-être considérable, au moins pour certaines espèces, de divers tropismes. Il admettrait volontiers l'influence de la température comme le dit CHUN et de la lumière (phototropisme) qu'ont signalée GROOM et LOEB.

La théorie physique d'OSTWALD que nous venons d'exposer, a paru en 1902, dans le tome XXII du *Biologisches Centralblatt*. Tout de suite, elle a été prise en grande considération par tous les savants qui se sont occupés des Diatomées et des Radiolaires pélagiques. En effet, elle permet de comprendre la diversité des formes, leur étrangeté souvent, leurs détails morphologiques en les considérant comme des adaptations aux variations de viscosité de l'eau. On peut ainsi s'expliquer pourquoi les espèces d'eau chaude sont toujours plus petites que celles des mers froides, pourquoi leurs apophyses sont beaucoup plus développées, l'association en chaîne plus fréquente, etc. L'infinie variété de ces formes ne

serait donc pas due à un caprice inexplicable et désordonné de la Nature créatrice, mais à la réaction directe de l'être vivant contre la variation d'un facteur physique simple du milieu. On avait enfin un fil conducteur permettant de comprendre et d'interpréter les formes générales les plus bizarres et les plus disparates, ainsi que les détails de structure les plus ténus et les plus délicats.

HAECKER s'est beaucoup occupé des Radiolaires, de leur structure, de leur squelette et de leurs variations dans les diverses mers du globe. Il a adopté la théorie d'OSTWALD, dont il a perfectionné la formule ainsi qu'il suit.

L'excédent de poids peut être considéré comme la différence entre le poids spécifique du corps en chute et celui de l'eau. Soit (s) la densité du corps et 1 celle de l'eau, l'excédent de poids peut s'exprimer par ($s - 1$).

La résistance due à la forme n'est autre chose que le rapport du volume (v) et de la coupe transversale ou projection horizontale (q), soit $\left(\frac{q}{v}\right)$.

Le coefficient de viscosité (frottement interne) sera le quotient de la teneur en sels (S) par la température (t), soit $\left(\frac{S}{t}\right)$.

Si nous négligeons l'influence de la teneur en sels et de la température sur l'excédent de poids proprement dit, on obtiendra l'équation suivante :

$$\text{Vitesse de chute} = (s - 1) \cdot \left(\frac{v}{q}\right) \cdot \left(\frac{t}{S}\right).$$

Le corps flottera quand la vitesse de chute sera égale à zéro. La capacité de flottement de notre plankton pourra donc s'exprimer par la formule :

$$\text{Capacité de flottement} = (s - 1) \cdot \left(\frac{v}{q}\right) \cdot \left(\frac{t}{S}\right) = \text{Minimum.}$$

$$\text{ou : } \text{Capacité de flottement} = \left(\frac{1}{s - 1}\right) \cdot \left(\frac{q}{v}\right) \cdot \left(\frac{S}{t}\right) = \text{Maximum.}$$

Si nous ajoutons maintenant aux divers quotients les coefficients k pour le corps, m pour le milieu, nous obtiendrons la formule générale définitive.

$$\text{Capacité de flottement} = \left(\frac{1}{s - 1}\right) \cdot \left(\frac{qk}{vk}\right) \cdot \left(\frac{Sm}{tm}\right) = \text{Maximum.}$$

Donc, pour qu'un phénomène de chute se transforme en phénomène de flottement, il faut que le quotient de l'excédent de poids par le coefficient de viscosité multiplié par la résistance due à la forme, passe par un minimum. Et les formules de HAECKER montrent que la capacité de flottement augmente avec une projection horizontale et une salinité qui grandissent, ainsi qu'avec un excédent de poids, un volume et une température qui diminuent.

HAECKER a donné ses formules en 1905, dans la *Jenaisches Zeitschrift für Naturwissenschaft*. Comme nous l'avons dit plus haut, il s'occupait des Radiolaires qui, au point de vue des migrations, sont des organismes passifs, incapables d'aucun mouvement actif de réaction contre les variations physico-chimiques du milieu.

Plus tard (1908-1909-1911-1913) WOLTERECK a étudié les Cladocères qui présentent des migrations verticales actives. Et il a été amené à modifier aussi la formule d'OSTWALD. Il arrive à l'écrire de la manière suivante :

$$\text{Vitesse de chute} = \frac{\text{Excédent de poids} \times \text{Mouvement en bas et régulation en bas}}{\text{Frottement interne} \times \text{Mouvement en haut et régulation en haut}}$$

Cette modification exprime d'une façon formelle, la critique la plus grave que l'on puisse faire à la théorie d'OSTWALD, appliquée à la migration verticale active. Elle fait intervenir, en effet, une notion nouvelle ; la régulation de la vitesse de chute, c'est-à-dire du niveau de flottaison par les animaux eux-mêmes. Ce facteur n'est pas exprimable par un chiffre, et son introduction dans la formule lui enlève toute valeur précise et toute signification pratique. Une formule qui ne permet de rien calculer n'a pas de raison d'être.

VII. — Les conceptions de Menke (1911)

Les recherches de cet auteur ont porté sur la physiologie des chromatophores d'un crustacé du genre *Idothea*, elles l'ont conduit à une explication originale de la migration verticale diurne du plankton.

MENKE constate l'existence d'un rythme régulier dans l'épanouissement et la contraction des cellules pigmentaires d'*Idothea*. Les animaux sont plus sombres le jour, plus clairs la nuit. Le rythme des changements périodiques dans l'étalement des chromatophores est en rapport étroit avec celui des jours et des nuits. Pour MENKE une variation dans l'in-

tensité lumineuse actionne un mécanisme régulateur de l'épanouissement des chromatophores. Si les animaux sont maintenus à l'obscurité constante, les cellules pigmentaires n'en continuent pas moins à s'étaler et à se contracter sur un rythme qui correspond exactement à l'alternance du jour et de la nuit. Bien plus, MENKE a pu renverser le rythme normal. Il éclaire les animaux la nuit à l'aide d'une source lumineuse artificielle et le jour, les maintient à une obscurité totale. Après neuf jours consécutifs de ce traitement, les habitudes anciennes ont disparu et de nouvelles se sont créées. Les *Idothées* se comportent exactement à l'opposé des individus normaux. Leurs chromatophores se ferment le soir, s'étalent le matin ; le rythme physiologique normal se trouve renversé. Or, si l'on maintient les animaux ainsi modifiés, dans l'obscurité constante, le rythme secondaire acquis persiste pendant une semaine.

En s'appuyant sur toute une série d'expériences et d'observations, l'auteur arrive à la conclusion qu'il existe un rythme régulier dans les processus métaboliques, dont les mouvements des chromatophores ne seraient qu'une traduction visible du dehors. Il note que les acides, certaines substances et aussi la température, modifient les mouvements des cellules à pigment.

MENKE s'appuie sur ses constatations pour échafauder une théorie de la migration verticale diurne du plankton.

Il commence par rappeler que l'héliotropisme des organismes se renverse par l'action de la température, et l'on sait que celle-ci agit fortement sur la vitesse des réactions chimiques. Les processus métaboliques sont incontestablement des réactions chimiques et sont donc soumis à l'action de l'énergie thermique. Puis il s'exprime ainsi : « En poussant plus loin les conséquences tirées de ces faits, on doit penser que les causes primaires de la migration verticale de maints organismes planktoniques résident dans les échanges métaboliques et qu'un changement dans l'excitation héliotropique est lié secondairement à ces processus chimiques. »

Les migrations périodiques du plankton et le rythme des mouvements des chromatophores sont des faits essentiellement de même nature. Ainsi, l'élévation de la température cause l'héliotropisme négatif chez beaucoup d'animaux et provoque la contraction des chromatophores, l'abaissement de la température produit le phototropisme positif et l'étalement des chromatophores.

La migration verticale journalière du plankton et les mouvements

des cellules à pigment contractiles seraient donc des phénomènes autonomes, parallèles à une périodicité dans le métabolisme, périodicité qui est probablement caractéristique de toute matière vivante. Si le rythme métabolique suit les changements quotidiens de l'intensité lumineuse, cela tient à ce que la lumière modifie les processus métaboliques et leur vitesse.

Enfin, MENKE émet l'hypothèse suivante : Les échanges métaboliques troublent la composition des liquides de l'organisme, en particulier leur pression osmotique, les animaux se déplaceraient alors jusqu'à la rencontre de régions de pression osmotique correspondante de manière à compenser leur altération interne.

En somme, dans la pensée de MENKE, il ne faudrait plus chercher dans les conditions extérieures actuelles la cause immédiate de la migration diurne. Cette cause résiderait à l'intérieur des animaux, dépendrait des processus chimiques qui entretiennent la vie et les facteurs externes n'interviendraient que dans la mesure où ils peuvent modifier les réactions métaboliques fondamentales.

La conception de MENKE est donc très différente de toutes celles que nous avons rencontrées jusqu'ici. Elle place dans les animaux mêmes la cause initiale de leur migration et non plus dans les énergies extérieures.

ESTERLY a constaté chez *Acartia tonsa*, *Acartia Clausi*, *Calanus finmarchicus* de la côte Pacifique américaine, l'existence d'un rythme géotropique manifeste en l'absence de tout stimulus extérieur. Il y aurait donc chez ces Copépodes une périodicité nette, d'origine interne, dans la valeur et le signe de leurs réactions vis-à-vis de la pesanteur. Pour le moment, on ignore le degré de généralité des faits observés par ESTERLY, mais ses constatations sont intéressantes en ce sens qu'elles semblent apporter un appui non négligeable aux idées de MENKE.

VIII. — Les travaux de Calvin O. Esterly (1907-1919)

Nous nous appesantirons quelque peu sur les recherches de ce savant, pour plusieurs raisons. Il y a un parallélisme extrêmement frappant entre l'origine et le développement de ses travaux et les miens propres. Il commence par étudier des Copépodes d'eau douce, les *Cyclops*, comme j'ai débuté par des Cladocères dulcaquicoles, les *Daphnies*. Puis, plus

tard, il s'adresse au plankton marin, surtout les Copépodes, comme j'ai fait moi-même, et se lance dans la systématique du groupe, ce qui est exactement mon cas. En outre de ses recherches au laboratoire, il effectue des observations à la mer, note la répartition des formes dans les conditions naturelles, précisément ce que j'ai fait à Roscoff et aussi sur du matériel recueilli à Monaco, à l'aide du filet Nansen dans diverses tranches verticales bien déterminées (matériel de l'*Eider*). De plus, ses recherches ont duré des années comme les miennes et ont été conduites avec tout le soin et toute la conscience désirables.

Il semble bien qu'ESTERLY ignore mes travaux. De mon côté, je n'ai pu me procurer les siens que tout récemment (10 mars 1925). Nous avons donc travaillé tout à fait indépendamment l'un de l'autre et en même temps, sur deux points de la surface du globe extrêmement éloignés (La Jolla, côte américaine Pacifique, Roscoff en Bretagne), parfois sur la même espèce (*Acartia Clausi*), et avec des méthodes similaires, souvent presque identiques.

On conçoit tout l'intérêt de la confrontation de nos résultats qui fréquemment concordent, parfois sont différents, et indiquent nettement qu'une même espèce peut présenter un « behavior » fort dissemblable dans des localités très éloignées l'une de l'autre.

Je vais passer en revue, très brièvement, les principales publications d'ESTERLY sur le sujet qui nous occupe ici.

En 1907, il donne les résultats de ses recherches sur *Cyclops albidus* femelle, Copépode d'eau douce. Je les résume très rapidement.

Pour les intensités lumineuses faibles, les femelles de *Cyclops* sont phototropiquement neutres. Elles se rendent alternativement sur le côté éclairé et sur le côté sombre du vase qui les contient; il y a ainsi un va-et-vient général, auquel tous les individus prennent part. Aux intensités fortes, les *Cyclops* sont négatifs, et d'autant plus, que l'intensité est plus grande. Ceci s'observe après un séjour préalable des animaux à l'obscurité; si, au contraire, ils ont été maintenus à la lumière quelques heures avant le début des expériences, les réponses sont invariablement négatives pour toutes les intensités et avec la même vigueur.

Les *Cyclops* sont positivement géotropiques à la lumière du jour et dans les conditions normales. Mais si l'on couvre le tube vertical qui les contient, il y a une migration vers le haut, leur géotropisme tend à devenir négatif. Si on éclaire fortement par dessous, le géotropisme redevient positif, même si on emploie une intensité lumineuse telle qu'ils

seraient phototropiques négatifs par éclairage latéral. L'action de la pesanteur est donc plus puissante que celle de la lumière. Celle-ci agirait peu sur la migration verticale, le géotropisme serait prépondérant. ESTERLY note incidemment l'effet de la fixation sur l'inhibition des tropismes. Pour lui, l'héliotropisme et le géotropisme seraient les deux facteurs essentiels responsables de la migration. Il est possible que dans la nature la lumière agisse en dehors de la pesanteur, mais elle agit très peu comme cause de la migration verticale. Une lumière faible, par exemple d'un soir clair, ne peut pas porter les animaux à la surface, puisqu'ils sont seulement légèrement positifs, après un séjour à l'obscurité et toujours négatifs après un séjour préliminaire à la lumière. Il semble improbable que la réponse phototropique soit le principal facteur des migrations diurnes.

Plus tard, ESTERLY étudie dans la nature les migrations diurnes et la distribution verticale de divers Copépodes pélagiques marins de la région de San-Diégo.

En 1917, il reprend les expériences de laboratoire et découvre chez deux espèces d'*Acartia*, *A. tonsa* et *A. Clausi*, l'existence d'un rythme géotropique net, en dehors de toute influence lumineuse.

En lumière diffuse, les deux espèces se tiennent en surface, leur géotropisme est négatif. A l'obscurité, elles tombent en profondeur, leur géotropisme devient positif. Mais, si on les maintient à l'obscurité constante, on constate qu'entre 6 et 8 heures du soir apparaît une tendance à la montée qui ne se manifeste jamais aux autres heures. Et ce fait peut s'observer plusieurs jours de suite.

La descente commence entre 8 et 9 heures du soir. Les animaux sont au fond pour la plupart le matin et remontent l'après-midi. A une température inférieure à 16°. les Copépodes restent plus facilement dans les eaux supérieures et l'ascension périodique devient moins évidente au moins pour *A. tonsa*.

En 1919, ESTERLY publie un important travail sur les « Reactions of various plankton animals with reference to their diurnal migrations ». Il étudie successivement *Acartia tonsa* et *Acartia Clausi*, *Calanus finmarchicus*, *Eucalanus elongatus*, *Labidocera trispinosum*, *Metridia lucens*, qui sont des Copépodes et *Sagitta bipunctata* qui est un Chétognathe. Il aboutit aux constatations suivantes :

En ce qui concerne les deux *Acartia*, les individus pêchés en surface sont phototropiques positifs pour toutes les intensités lumineuses

employées, si la température est supérieure à 16° C. Au-dessous de 16°, il y a tendance à l'héliotropisme négatif, surtout pour *A. Clausi*. Les animaux capturés en profondeur, ont un puissant phototropisme négatif qui disparaît par le séjour au laboratoire. Les individus de surface sont géotropiques négatifs en lumière diffuse et positifs à l'obscurité, ceux de profondeur, examinés aussitôt leur capture, sont géotropiques positifs en lumière diffuse et à l'obscurité. Les deux espèces montrent un rythme géotropique net à l'obscurité constante.

Pour *Calanus*, le phototropisme est surtout négatif aux températures ordinaires, mais il devient nettement positif dans l'eau au-dessous de 8°. Les réactions à la lumière ne changent pas quand la salinité augmente. Le géotropisme est très fortement positif en lumière diffuse et à l'obscurité et ne varie pas avec la température et la salinité. Quand la lumière vient par en haut, les mouvements verticaux sont tous pratiquement dirigés vers le bas, sauf aux basses températures où il y a tendance à la montée. La salinité n'a aucune influence. Eclairés par dessous, les *Calanus* montent aux températures ordinaires et cet effet est accru par une forte salinité. Le mouvement ascensionnel décroît aux basses températures, spécialement en ce qui concerne la distance couverte. Les animaux s'élèvent plus difficilement lorsque l'eau qui les contient est refroidie à la partie inférieure, les couches superficielles restant à la température de la chambre. Enfin, les *Calanus* dans une faible lumière diffuse, ne montrent aucune tendance à monter, mais, après la chute du jour, un notable mouvement ascensionnel apparaît dans une colonne d'eau dont la partie inférieure est refroidie à 8-9°. On ne constate pas cette montée dans un cylindre dont l'eau est partout à 16-18°.

Chez *Eucalanus elongatus*, on trouve un phototropisme négatif puissant pour toutes intensités lumineuses, le géotropisme est positif sauf dans le cas de l'éclairage par en-dessous où il est fortement négatif. Le phototropisme serait donc plus fort que le géotropisme. Très peu d'expériences ont été réalisées sur cette espèce.

Labidocera trispinosum est négatif pour la lumière diffuse faible, son géotropisme est peu net à l'obscurité et en lumière faible, il est très positif en lumière directe par en-dessus, très négatif en lumière directe par en-dessous.

Pour *Metridia lucens*, le phototropisme est négatif aux températures ordinaires, positif dans l'eau à 9°. Le géotropisme est positif dans l'obscurité et à la lumière à moins qu'elle ne vienne par en-dessous. Ces faits sont

valables pour les températures ordinaires, les réactions sont renversées dans l'eau froide.

Enfin, *Sagitta bipunctata* possède un phototropisme positif puissant à toutes les intensités lumineuses utilisées, son géotropisme est négatif à l'obscurité ou en lumière diffuse faible, il est positif en lumière diffuse forte. L'animal est arrêté par l'eau froide à 10°, dans laquelle il ne descend pas.

Tels sont les principaux faits recueillis par ESTERLY dans ses recherches sur le comportement des animaux planktoniques qu'il a étudiés. Pour chaque forme, il discute après l'exposé de ses expériences, les conclusions qu'on en peut tirer, pour l'explication du mécanisme de la migration verticale. Puis à la fin de son travail, dans sa discussion générale, il résume les faits acquis et fait une critique serrée de leur signification réelle pour la solution du problème de la migration. Cette partie est pleine d'idées et de réflexions très saines et très justes. Les principales se retrouvent dans les conclusions générales que je transcris presque intégralement.

Vu les différences spécifiques dans le « behavior », aucune explication générale de la migration diurne ne peut être donnée pour le moment. L'expérience montre que chaque espèce d'organisme a son mode particulier de réponse au laboratoire, vis-à-vis des facteurs externes, spécialement en ce qui concerne le mouvement vertical. Il est évident que l'« état physiologique » change, quand les animaux sont sortis de l'océan et tenus au laboratoire. Bien qu'on ne l'ait pas vérifié pour chaque espèce, on doit être mis en garde contre les erreurs possibles dues à cette cause. On doit, quand on le peut, contrôler les résultats expérimentaux avec ceux qu'on observe dans la nature et aussi réaliser des expériences témoins.

Le comportement est, dans quelques cas en relation avec le milieu d'origine des sujets. Il est très désirable d'expérimenter sur des animaux de même espèce capturés, les uns en surface, les autres en profondeur et de comparer les résultats dans les deux cas. Ces résultats ne seront valables que pour l'espèce en question et même pour les individus particuliers. Expériences et observations dans la nature sont nécessaires en même temps, et se complètent les unes les autres. Bien que les expériences ne puissent conduire directement à la connaissance des habitudes dans les conditions naturelles, elles sont indispensables parce qu'elles révèlent les raisons d'une habitude constatée. Les expériences réalisées

(incomplètes à plusieurs points de vue) ne donnent aucune explication apparente adéquate de la migration diurne, basée sur les réponses aux stimuli externes, sauf dans le cas de *Sagitta*. Peut-être que des recherches ultérieures rendront possible l'explication désirée pour d'autres espèces. Il semble, cependant, que le changement dans le géotropisme avec les variations de l'intensité lumineuse ou la température n'est pas général, bien qu'il puisse être considéré comme de très grande signification.

L'action de ce qui peut être appelé un rythme physiologique est claire, sous certaines conditions, chez les deux espèces d'*Acartia* ; visible chez *Calanus finmarchicus*, mais pour celui-ci, seulement chez 20 % des individus. La présence de ce rythme reste à prouver chez d'autres espèces, il est sans doute assez général, et si l'expérience prouve son existence, très important pour le mouvement diurne.

Bien qu'une attention spéciale n'ait pas été donnée à l'étude des différences individuelles dans le comportement, le travail avec des animaux isolés a suggéré que tôt ou tard la zoologie expérimentale devra se préoccuper de ces différences et définir les particularités qui apparaissent chez les divers individus d'une espèce, même lorsque tous les spécimens sont pris dans les mêmes conditions. L'individualité se manifeste partout et il y a des recherches fructueuses à faire dans cette direction.

On voit par cet exposé, qu'ESTERLY ne se rallie à aucune théorie, n'émet aucune hypothèse, reste dans une expectative prudente et réclame de nouvelles recherches pour éclairer le problème de la migration diurne. Il indique la méthode à suivre dans ces recherches : l'expérimentation au laboratoire contrôlée par l'observation dans les conditions naturelles.

CHAPITRE II

I. — Le matériel d'études.

En ce qui concerne le plankton marin, presque toutes les expériences réalisées ont été effectuées à la Station biologique de Roscoff, au cours de nombreux séjours estivaux, pendant les mois de juillet, août et souvent septembre. Ces recherches ont été commencées en 1906, et pour

suivies très régulièrement tous les ans jusqu'en 1924. Il n'y a eu dans la série que la longue interruption de 1914 à 1919, du fait de la guerre.

C'est donc surtout la faune planktonique de Roscoff qui a été mise à contribution ; mais j'ai pu constater au cours de deux séjours à Banyuls-sur-Mer, au laboratoire Arago, l'un à Pâques, l'autre en septembre-octobre 1924, que les faits signalés pour les Copépodes de la Manche sont rigoureusement valables pour les espèces méditerranéennes.

Etant donné le but que nous nous proposons d'atteindre, il est évident que l'on ne pourra s'adresser qu'à des animaux assez gros pour se prêter à une étude correcte et assez abondants pour donner la possibilité d'expériences nombreuses, très variées et se contrôlant les uns les autres.

D'autre part, il faudra choisir des formes que l'on puisse conserver et étudier bien vivantes pendant quelques heures au moins, de préférence quelques jours. Les êtres microscopiques se trouvent éliminés par leur petitesse qui rend l'observation et l'expérimentation trop compliquées, par la difficulté de les recueillir purs en grand nombre et de les conserver vivants.

Les expériences réalisées ont porté sur les formes suivantes :

- a) *Phialidium hemisphericum* Mayer qui est une méduse d'hydraire.
- b) *Sagitta bipunctata* Quoy et Gaimard.
- c) *Pleurobrachia pileus* Fabricius, Cténophore du groupe des Cydippides.
- d) Copépodes appartenant à d'assez nombreuses espèces : *Acartia Clausi* Giesbrecht ; *Centropages hamatus* Lilljeborg ; *Isias clavipes* Boeck ; *Temora longicornis* Baird ; *Eutерpe acutifrons* Dana ; *Parapontella brevicornis* Lubbock.

Ces espèces ont été étudiées à Roscoff : à Banyuls-sur-Mer, quelques expériences ont été faites sur *Centropages typicus* Kröyer ; *Paracalanus parvus* Claus ; *Oithona nana* Giesbrecht.

e) Des larves abondantes dans le plankton, faciles à isoler ou à obtenir pures en grand nombre (Nauplii de Balanes, Zoès de *Maia squinado*, larves d'Annélides, etc.).

f) *Tomopteris helgolandica* Greeff, annélide pélagique adulte.

En dehors de ces formes qui ont été l'objet de recherches suivies, des expériences isolées ont été effectuées sur des animaux que les hasards de la pêche ont fourni parfois en nombre suffisant. Ce furent surtout des Zoès de Porcellanes, des Mégalopes de Crabes, des Sacconereis, etc. Mais les observations sont encore trop peu nombreuses pour qu'on puisse donner les résultats obtenus comme acquis.

II. — Les techniques.

On s'est efforcé, tout d'abord, à obtenir un matériel aussi pur que possible, pour avoir des résultats nets et faciles à reproduire à volonté. D'où la nécessité d'un triage soigné du plankton toujours très disparate que fournissent les pêches.

Voici comment nous procédions.

Les formes de taille assez considérable (Méduses d'hydrires, Cydippes, Sagittas) étaient capturées à l'aide de pipettes de diamètres variés, soigneusement bordées pour éviter les arêtes tranchantes. On les distribuait dans des vases spéciaux pleins d'eau pure.

Pour les petites formes (Copépodes, larves, etc.) on procédait par triage physiologique basé sur leurs réactions phototropiques. Au retour de la pêche, le contenu d'un bocal est réparti dans deux grands cristallisoirs pleins d'eau fraîche, et placés devant une fenêtre vivement éclairée, mais en évitant la lumière solaire directe. Les populations planktoniques se répartissent dans chaque cristallisoir, en deux groupes fort nets : l'un très dense, situé sur la face la plus éclairée, l'autre moins riche se trouve sur la face opposée. En un quart d'heure, la séparation est faite.

A l'aide d'un tube de verre long et large, effilé en pointe mousse on aspire les animaux situés vers la fenêtre et on les porte dans de l'eau propre. On opère de la même façon pour les animaux du groupe opposé. Ce procédé simple, qu'on peut d'ailleurs répéter plusieurs fois successives, permet très rapidement d'obtenir du matériel très propre et relativement homogène.

Une fois les animaux isolés ou les populations triées, on procède aux diverses expériences. Celles-ci ont été extrêmement nombreuses, toujours répétées plusieurs années de suite et considérées comme correctes, seulement quand les résultats se retrouvaient identiques à un an d'intervalle. Comme ces expériences ont été très variées, les techniques particulières utilisées pour chacune d'elles seront données au fur et à mesure qu'on les décrira.

DEUXIÈME PARTIE

Les faits expérimentaux

Généralités

Tout de suite, on peut constater, parmi les animaux isolés, l'existence de deux catégories bien tranchées.

Les uns, soumis à l'action de la lumière, ne sont pas orientés du tout par elle. Ils sont dépourvus de *phototropisme* soit positif, soit négatif. Cette première catégorie, peu nombreuse, contient les Méduses d'Hydres, les Sagittas et les Cydippes.

Cela ne veut pas dire que la lumière n'ait aucune influence sur eux. Bien au contraire, la lumière vive, solaire directe par exemple, déclanche des mouvements natatoires très actifs chez les Méduses et les Cydippes, dont on voit battre avec force l'ombrelle où les palettes ciliées ; mais le mouvement, pour actif qu'il soit, n'est nullement orienté, bien que déclanché par la lumière. Les animaux vont et viennent dans tous les sens, il n'y a aucune direction privilégiée. Nous pouvons dire avec PATTEN qu'il y a une *photocinèse* très nette, mais pas d'orientation phototactique.

Les Sagittas ne montrent pas une telle activité sous l'action du soleil.

La seconde catégorie comprend, au contraire, des formes chez lesquelles non seulement le mouvement est déclanché, mais de plus orienté nettement par la direction des rayons lumineux. Il y a *phototactisme* vrai. C'est le cas de nombreuses larves (nauplii, zoés, mégaloques, etc.) des Copépodes, des Annélides du genre *Tomopteris*, etc.

Nous allons étudier séparément le comportement et les réactions des animaux de ces deux groupes.

CHAPITRE PREMIER

*Animaux non Phototropiques*J. — MÉDUSES D'HYDRAIRES : *Phialidium hemisphericum* Mayer¹.

ACTION DE LA LUMIÈRE. — A l'obscurité prolongée les animaux tombent sur le fond des bocaux ou des cristallisoirs et y restent étalés. Si l'on donne une lumière vive, de préférence la lumière solaire directe, ils se mettent à nager vigoureusement dans tous les sens. Plus la lumière est intense, plus les contractions ombrellaires sont puissantes et rapides, et la méduse s'élève sans être influencée par la direction des rayons lumineux. Qu'on projette une ombre sur le vase, qu'on fasse varier brusquement et très fort l'intensité lumineuse, on n'observe rien, aucun mouvement, aucune réaction. Nous dirons que les Méduses ne présentent ni phototropisme, ni sensibilité différentielle lumineuse, mais que, sous l'action de la lumière vive, elles réagissent par de vigoureuses contractions. Il y a seulement déclenchement des mouvements natatoires par l'excitant lumineux : *photocinèse* simple.

ACTION DE LA TEMPÉRATURE. — La vitesse et la puissance des contractions ombrellaires sont fonction de la température. Dans l'eau très froide (5° par exemple) les animaux restent au repos et sont tués assez rapidement. Dans l'eau dépassant 30°, ils meurent également très vite. C'est vers 26° que leurs mouvements sont les plus vigoureux et les plus rapides sans que les animaux paraissent souffrir. Nous dirons que la température optimum est aux environs de 26°.

Nous opérons ici dans un milieu que nous pouvons appeler thermiquement homogène ; en tous les points du liquide, la température est sensiblement la même. Mais on peut réaliser un milieu tout autre, dans lequel des couches liquides de température très différente sont superposées. Au contact de deux couches, on aura une variation thermique brusque et très forte si l'on veut.

1. Je dois cette détermination à l'obligeance de M. G. TEISSIER, agrégé-préparateur à l'École normale supérieure.

Nous opérons, soit dans des bocaux, soit dans de larges tubes de Borel et nous procédons de la manière suivante :

On remplit à moitié un tel vase, avec l'eau la plus froide et par conséquent la plus lourde, 16° par exemple, et on y introduit les animaux. Puis, on fait flotter une très mince lamelle de liège de 1 mm. d'épaisseur environ et entrant juste dans le flacon. Il est nécessaire de bien mouiller cette plaque de liège pour que les liquides chauds coulent immédiatement en lame mince. Ensuite, à l'aide d'une pipette tiède, on laisse couler tout doucement de l'eau chaude, à 30°, par exemple, sur le liège mouillé.

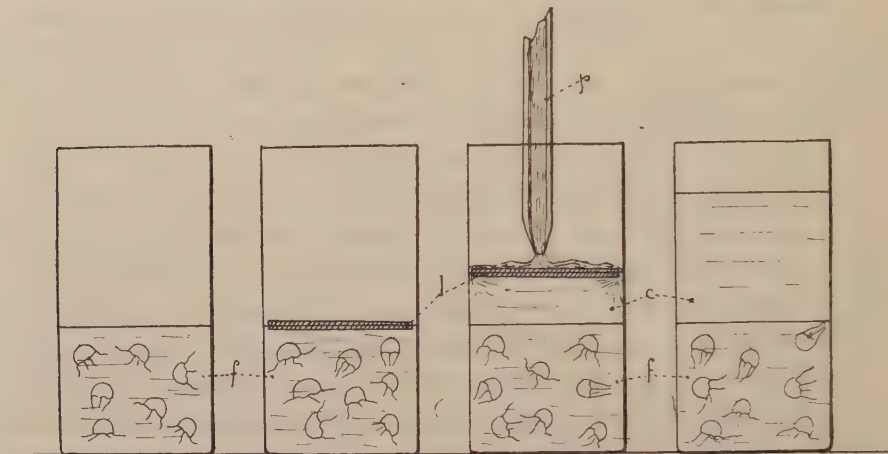


FIG. 1. Superposition de deux couches liquides de température ou de densité différentes, *f*, eau froide ; *c*, eau chaude ; *p*, pipette ; *l*, liège.

Cette eau doit tomber d'une très faible hauteur, quelques millimètres, elle coule sur le liège et s'étale sans vitesse sur l'eau froide, sans s'y mélanger. A mesure que l'on ajoute de l'eau chaude, le bouchon monte et l'on arrive très facilement à superposer les deux couches liquides. On peut alors mesurer les températures à diverses hauteurs, en échelonnant, sans remuer, de petits thermomètres à différents niveaux. On voit très aisément que, dans la région moyenne, il y a une chute brusque de température et qu'elle s'effectue sur une hauteur très faible, 1 cm. environ. L'écart thermique réalisé entre les deux couches dépend évidemment des températures originelles des deux liquides superposés et du temps qu'on laisse écouler. On comprend qu'il soit facile de réaliser toute une série d'expériences basées sur l'emploi de cette technique fort simple.

On connaît de nombreux exemples naturels de milieux aquatiques

où l'eau, à un certain niveau, subit une chute brusque de température : en quelques mètres, parfois moins de 1 mètre. Cette zone critique sépare, ainsi brutalement, une région supérieure chaude et une région inférieure froide. On la trouve dans les lacs alpins suisses et français, au moins à certaines époques et dans de nombreux lacs du Nouveau-Monde. C'est le *thermocline* des auteurs américains¹. Nous pouvons ainsi dire que nous avons réalisé dans notre tube ou dans notre bocal, un véritable thermocline en miniature. Il est d'ailleurs facile d'en fabriquer plusieurs dans le même vase, en superposant, par la même technique, plusieurs couches thermiquement différentes, par exemple : 12° en bas, 18° au milieu, 26° en haut

Expériences — Dans le même vase, réalisons deux couches thermi-

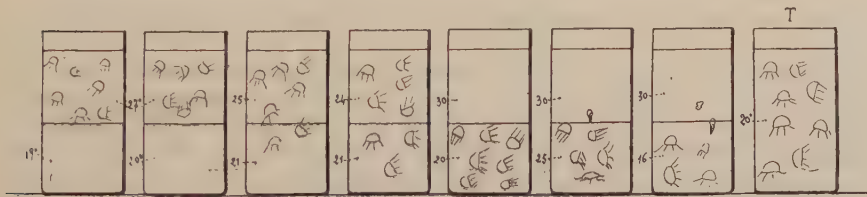


FIG. II. Action de la température sur *Phialidium*. T, vase témoin à température ordinaire homogène.

quement différentes : l'inférieure à 19°, la supérieure à 27°. Les méduses passent toutes dans la couche supérieure et s'y maintiennent. Si l'on a 27° en haut et 20° en bas, on observe la même répartition. Il en est de même si l'on a 21° en bas et 25° en haut, mais la localisation est beaucoup moins nette. La différence avec le témoin devient à peine perceptible, si les deux couches sont respectivement à 21° et 24°.

Si la couche inférieure est à 20°, la supérieure à 30°, les animaux sont tous dans la première. De même, ils se placent tous dans la couche inférieure si elle est à 25° et recouverte d'une couche à 30°.

Le rôle de barrière de l'eau chaude est donc manifeste et il est encore plus net pour des températures plus élevées.

Il est facile de voir le mécanisme d'arrêt de l'animal. Examinons ce qui se passe, par exemple dans le cas où nous avons réalisé deux couches, l'une inférieure à 16°, l'autre supérieure à 30°.

Nos expériences nous ont montré que dans ces conditions, les méduses se tiennent toujours dans une zone dont la température oscille autour

1. « Sprungschicht » des auteurs de langue allemande.

de 26°, qui est la température optimum. D'autre part, nous avons vu que l'eau à 30° fonctionne comme une barrière infranchissable. Les animaux vont donc se maintenir dans la couche inférieure. Dans l'eau froide, les méduses nagent en tous sens; si elles s'élèvent elles rencontrent des couches de plus en plus chaudes et la vitesse ainsi que la puissance de leurs contractions augmentent de plus en plus. Les animaux s'élèvent donc de plus en plus vite. Mais il arrive un moment où la vitesse des contractions sous l'action de la température est tellement grande, que la décontraction n'a plus le temps de se produire. Les secousses se fusionnent et les méduses sont le siège d'une véritable contracture tétanique annoncée par quelques courtes et rapides contractions. Le volume (V) de l'animal devient très faible, la masse (M) reste constante et la densité, qui peut s'exprimer par le rapport $\frac{M}{V}$, augmente. La méduse tombe

passivement, comme un petit grumeau fortement contracté.

Peut-être, en réalité, n'y a-t-il pas variation dans la densité. En effet, l'animal expulse l'eau de son ombrelle, mais non pas de ses tissus, le phénomène étant trop rapide. Par conséquent, la densité de ceux-ci ne change pas. Mais alors, c'est un autre facteur physique qui entre en jeu : la surface du corps. Celle-ci, sans aucun doute, est considérablement réduite et le coefficient de frottement sur l'eau diminue dans d'énormes proportions. Selon la théorie physique d'OSTWALD, qui semble bien s'appliquer ici, la méduse n'est plus soutenue par la viscosité du milieu, trop faible pour sa surface, et elle tombe. C'est très probablement là qu'est la véritable raison de la chute de l'animal, plutôt que dans une augmentation de la densité, assez peu vraisemblable dans les conditions où l'on se trouve.

Quoi qu'il en soit, la méduse en tombant, pénètre dans des couches de plus en plus froides : la contracture cesse peu à peu, l'ombrelle se déplisse lentement. Le frottement sur l'eau augmente progressivement avec la surface, la chute se ralentit. Puis les contractions reprennent avec leur allure normale et les phénomènes décrits recommencent. La méduse est ainsi amenée à osciller entre deux couches dont la distance est fonction de leur différence thermique.

Nous avons aussi pu constater que, suivant sa valeur, la température des couches d'eau successives peut agir soit comme accélérateur des mouvements, soit comme une barrière, mais toujours comme un régulateur du niveau de flottaison.

Pour que les réactions décrites se produisent avec netteté, il est nécessaire qu'entre les deux couches successives existe un écart thermique assez grand et brusque. Si la variation de température est lente et continue, rien ne se passe, l'animal ne réagit pas. Il n'est sensible qu'à une variation rapide et assez forte.

Cette forme de réaction caractérise ce que LOEB a appelé « Unterschiedsempfindlichkeit » et qu'on peut traduire avec BOHN la « sensibilité différentielle ».

Nous dirons donc que les méduses d'hydrires que nous avons étudiées ne présentent pas de phototropisme (ne sont pas orientées par un champ lumineux), mais qu'elles sont douées d'une sensibilité différentielle thermique manifeste.

J'ai essayé de déterminer, par des essais nombreux et maintes fois répétés, la différence thermique minimum et nécessaire, entre deux couches, pour que l'animal réagisse nettement en passant de l'une à l'autre. En d'autres termes, quel est le *seuil d'excitation*.

Il m'a paru que l'écart thermique devait être au moins égal à 5°, pour que les réactions soient nettes.

ACTION DE LA CONCENTRATION. — Si l'on jette des méduses dans de l'eau surconcentrée, soit par évaporation partielle, soit par addition de diverses substances non toxiques, on les voit souffrir de plus en plus et rapidement mourir, sans présenter de phénomènes intéressants. Il en est de même, si on les place dans de l'eau de mer plus ou moins diluée par addition d'eau douce.

Mais les faits sont tout différents, si au lieu d'opérer dans un milieu homogène, au point de vue de la concentration, on procède dans un milieu hétérogène.

On peut réaliser facilement un tel milieu par la technique que nous avons indiquée à propos des milieux thermiquement hétérogènes. Dans un vase, on place d'abord le milieu surconcentré, puis une large rondelle de liège mouillée. On verse lentement à la pipette l'eau de mer normale et on introduit les animaux. Enfin, on complète le tube ou le bocal avec de l'eau de mer diluée d'eau douce en proportion connue.

On a ainsi créé trois couches superposées : l'inférieure surconcentrée, la moyenne d'eau normale, la supérieure d'eau diluée. Il y a souvent intérêt à colorer très légèrement par le bleu de méthylène, soit la couche médiane, soit les deux couches extrêmes. L'observation se trouve ainsi

très facilitée et le colorant n'altère en rien la réaction, comme je m'en suis maintes fois assuré.

L'eau de mer diluée, ainsi que l'eau surconcentrée, arrête les méduses, pourvu que la variation de concentration, en plus ou en moins, atteigne une certaine valeur. Les animaux nagent et restent dans la couche médiane normale, comme s'ils étaient en cage. Il apparaît encore ici des sensibilités différentielles extrêmement nettes.

La localisation des méduses dans la couche moyenne se fait par le jeu des mécanismes suivants. Dès qu'un animal arrive dans la zone surconcentrée, il exécute une série de contractions extrêmement violentes

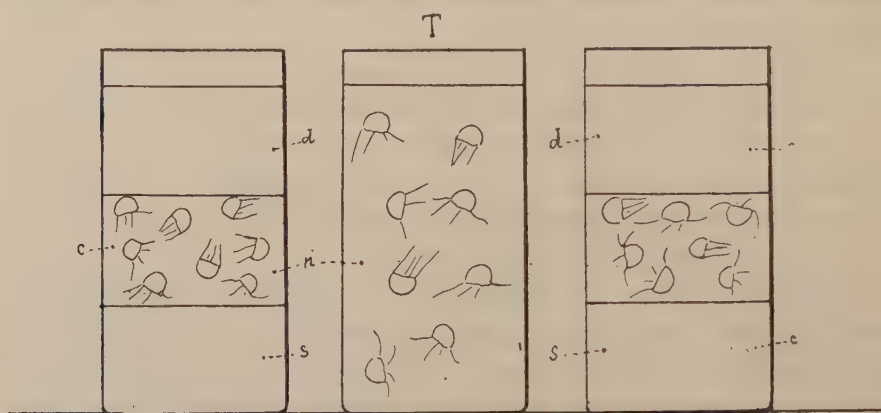


FIG. III. Action de la surconcentration et de la dilution sur *Phialidium hemisphericum*. c, eau colorée très légèrement par le bleu de méthylène; d, eau diluée; s, eau surconcentrée; n, eau de mer normale; T, vase témoin.

qui le font s'élever. S'il pénètre dans la zone diluée, il réagit par une contraction unique, intense, qui reste permanente et réduit l'ombrelle à un petit grumeau, tant elle est énergique. Ici encore, la surface devient très faible, le coefficient de frottement sur l'eau diminue fortement et l'animal tombe passivement.

En pénétrant dans les couches normales, l'ombrelle se déplisse lentement par relâchement progressif de la contracture, le frottement augmente peu à peu et l'animal flotte bientôt en équilibre. Il reprend ses mouvements ordinaires et les phénomènes recommencent.

La méduse est donc amenée à osciller entre deux couches de densités différentes, qui s'opposent aussi bien à sa montée qu'à sa descente. Une trop forte concentration, quelle que soit d'ailleurs la substance dissoute, provoque des mouvements natatoires plus actifs, une dilu-

tion trop accentuée détermine une contraction unique, intense, permanente, qui conditionne une chute passive.

Mais ici encore, il faut que la variation soit brusque et atteigne une valeur minimum (seuil) nécessaire.

J'ai pu m'assurer que les méduses en expérience (*Phialidium hemisphericum*) réagissent nettement au contact d'une couche évaporée d'au moins 1/20^e de son volume, ou diluée d'une dixième d'eau douce environ.

Si l'on se souvient des expériences de LOEB sur la contraction musculaire et de l'action antagoniste des ions, on peut se demander si, dans le cas de l'eau diluée, la contraction unique et permanente qui apparaît ne serait pas due à la diffusion dans le milieu d'un ion ou de plusieurs, de telle sorte que le rapport nécessaire à la contraction régulière serait détruit.

Je ne pense pas qu'il faille s'arrêter à cette hypothèse, car les phénomènes sont beaucoup trop rapides. Ils s'accomplissent dans un délai tellement court, qu'il faudrait admettre, pour les ions fugitifs, une vitesse de diffusion considérable, infiniment supérieure à celle qu'ont donnée toutes les mesures directes.

Il semble beaucoup plus logique et beaucoup plus en rapport avec les faits observés, d'admettre une action directe du milieu sur des corpuscules sensoriels périphériques de l'animal et réponse motrice par l'intermédiaire du système nerveux : une réaction réflexe en un mot.

II. — CYDIPPIDES : *Pleurobrachia pileus* Fabricius.

ACTION DE LA LUMIÈRE. — Vis-à-vis de l'excitant lumineux, les Cydippes se comportent exactement comme *Phialidium hemisphericum*. Ils ne présentent ni phototropisme, ni sensibilité différentielle lumineuse. Cependant, au soleil, les animaux s'élèvent et se maintiennent à la surface, quelle que soit la direction des rayons lumineux. Il n'y a pas là de réaction tropique orientée, mais une action tonique, une photocinèse simple. La lumière vive augmente la vitesse et l'intensité des battements des palettes ciliées et l'animal s'élève. A l'obscurité, les palettes s'arrêtent et le cténophore tombe sur le fond.

ACTION DE LA TEMPÉRATURE. — Dans un milieu thermiquement homogène, on observe les mêmes faits que ceux que nous avons signalés chez les méduses d'hydres. La vitesse des battements diminue à

mesure que la température baisse. Au-dessus de 35°, l'animal est rapidement tué et il y a une température optimum vers 26-28°.

Dans un milieu thermiquement hétérogène apparaît une sensibilité différentielle thermique assez nette, bien que moins visible que chez les méduses.

Si l'on jette les *Cydippes* dans un milieu à deux couches thermiquement différentes, 32° en haut, 22° en bas : il y a d'abord arrêt brusque des palettes au contact de l'eau chaude ; puis les battements reprennent rapides, et, en général, on voit les *Cténophores* tourbillonner très vite dans la zone chaude et descendre en tournant sur eux-mêmes. Puis, il y a de nouveau arrêt brusque au contact de l'eau froide et ensuite chute lente passive avec reprise des mouvements natatoires après un temps plus ou moins long. Assez souvent, les individus de grande taille ne présentent pas les rotations du début.

Une couche chaude flottant à la surface d'une couche froide à laquelle sont adaptés des *cydippes* fonctionne, comme une barrière plus ou moins efficace, suivant la valeur de l'écart thermique.

ACTION DE LA CONCENTRATION. — Les faits sont comparables à ceux que nous avons signalés chez les Méduses. Dans les milieux surconcentrés ou dilués homogènes, on n'observe rien de bien intéressant. Il n'en est plus de même dans les milieux hétérogènes, où apparaissent encore des sensibilités différentielles. Mais elles sont beaucoup plus obtuses et beaucoup moins délicates que chez *Phialidium*.

Jetés dans une eau chargée d'albumine, les *Cydippes* tombent sur le fond et restent inertes, en apparence complètement morts. Au bout d'un temps très long, les palettes se remettent à battre sur un rythme très rapide et pendant des heures. Mais malgré tout, elles n'arrivent pas à soulever, ni même à déplacer les animaux qui finissent par mourir sur le fond. Dans cette expérience, j'ajoutais à l'eau de mer, un peu d'une solution très concentrée d'albumine dans l'eau douce et peut-être qu'il faut faire intervenir non seulement la présence de l'albumine, mais aussi la légère dilution réalisée.

Jetés dans de l'eau de mer glucosée à 5 p. 100, les *Cténophores* montrent des réactions du même ordre. Mais l'arrêt initial est plus court, les palettes battent encore plus vite que dans le cas précédent et les animaux arrivent à nager. Ils diminuent légèrement de volume par plasmolyse et semblent s'adapter fort bien à leur nouveau milieu.

Dans un vase présentant une couche inférieure surconcentrée, soit

par évaporation partielle, soit par addition de glucose (5 grammes pour 250 cmc d'eau de mer), soit par addition de chlorure de sodium (3 grammes pour 150 cmc d'eau) et recouverte d'eau normale : on voit les *Cydippes* arrêtés par la couche dense. Mais il n'y a pas de réaction bien nette, lorsqu'ils abordent celle-ci. Assez souvent, ils y pénètrent plus ou moins ; on a l'impression qu'ils sont vaincus par la résistance du milieu et qu'il y a fatigue rapide de leur appareil locomoteur qui cesse d'agir ; leur densité plus faible les ramène alors à la surface de la couche surconcentrée sur laquelle ils glissent en tourbillonnant. Ils finissent par mourir et restent inertes, flottant sur la couche dense.

L'eau de mer diluée reposant sur de l'eau normale joue le rôle de barrière, et, à son contact les *Cténophores* ont, en général, une réaction beaucoup plus nette. Il y a, le plus souvent, arrêt brusque des palettes, puis exécution d'un demi-tour, avec reprise de la nage.

Enfin, signalons que les *Cydippes* ne présentent aucune sensibilité chimique différentielle, même vis-à-vis de substances très toxiques pour eux, comme le permanganate de potasse ou le sulfure d'ammonium.

III. — CHÉTOGNATHES : *Sagitta bipunctata* Quoy et Gaymard¹.

Ces animaux ne présentent vis-à-vis de la lumière aucune réaction bien nette : ni phototropisme, ni sensibilité différentielle.

Par contre, ils semblent doués d'une sensibilité différentielle thermique assez délicate.

Réalisons dans un vase deux couches thermiquement différentes, 28° en haut, 20° en bas. Les *Sagittas* se tiennent presque toutes dans la zone la plus chaude. Il semble qu'entre 24 et 28° se trouve la température optimum. Au-dessus de 30°, l'eau chaude paraît fonctionner comme une barrière infranchissable.

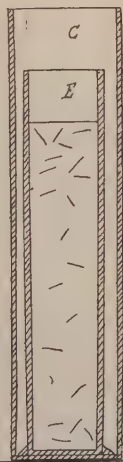


FIG. IV. *Sagitta*.
Eclairage par
dessus. Photo-
tropisme posi-
tif à peine indi-
qué. E, éprou-
vette contenant
les animaux; C,
cylindre de pa-
pier noir.

(1) Je dois cette détermination à l'obligeance de M. M. PRENANT, chef des travaux à la Station biologique de Roscoff.

Avec des formes aussi transparentes, l'observation est très difficile. On arrive aisément à des mesures précises, en employant du bleu de méthylène pour colorer très légèrement une partie du milieu. En moins de 10 minutes, les *Sagittas* fixent énergiquement le colorant et l'on n'a plus qu'à faire le rapport des animaux colorés à ceux qui ne le sont pas, pour avoir une idée exacte de la répartition.

On peut, par exemple, dans les expériences à trois couches différentes, colorer les deux couches extrêmes dans certaines expériences, la couche

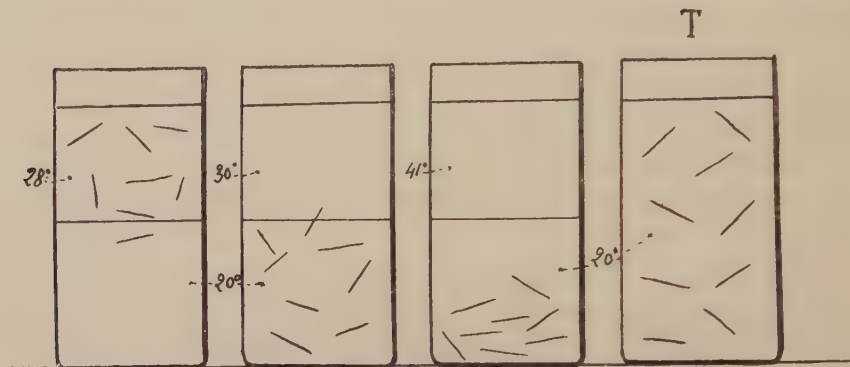


FIG. 5. Sensibilité différentielle thermique de *Sagitta*. T, vase témoin.

médiane dans d'autres. Les rapports trouvés sont identiques, mais inverses, ce qui montre bien que la présence du colorant ne trouble en rien les réactions.

RÉSUMÉ

Les animaux de ce groupe (Méduses d'Hydriaires. Cydippes, Chéto-gnathes) ne possèdent ni phototropisme, ni sensibilité différentielle lumineuse. La lumière active bien les mouvements natatoires chez les Méduses et les Cydippes, mais ne les oriente pas.

Par contre, on trouve une sensibilité différentielle thermique nette, avec un seuil assez bien indiqué chez les Méduses. Enfin, il y a une sensibilité précise vis-à-vis des variations de concentration du milieu, soit en plus, soit en moins.

Les Méduses d'Hydriaires (*Phialidium hemisphericum*) semblent être un assez bon matériel pour l'étude des réactions de sensibilité différentielle, à cause de la netteté assez grande des réponses qu'elles fournissent.

CHAPITRE II

Animaux phototropiques

Les êtres pélagiques appartenant à ce groupe sont infiniment plus nombreux que ceux de la catégorie précédente. Leurs réactions sont beaucoup plus nettes et plus intéressantes, aussi leur étude a-t-elle été faite d'une manière beaucoup plus suivie et beaucoup plus détaillée, surtout en ce qui concerne les Copépodes toujours très communs et très nombreux dans les pêches.

Nous allons examiner successivement les principales formes qui ont servi de sujets d'expériences.

I. — **DAPHNIES : *Daphne longispina* O. F. Müller.**

Les Daphnies sont de petits Crustacés Cladocères, très communs dans les eaux douces où il est très facile de les pêcher en nombre pratiquement illimité. C'est donc un matériel aisé à obtenir un peu partout et qui forme une grande partie du plankton d'eau douce. Aussi a-t-il été fort étudié et l'est encore à de nombreux points de vue, en particulier à propos du phototropisme animal. De nombreux travaux ont été publiés sur ces êtres et leur comportement, et continuent à paraître.

Mes premières recherches sur ces Crustacés datent de 1907 et se sont poursuivies pendant près de quinze ans.

J'insisterai quelque peu sur les résultats obtenus, qui ont été confirmés pour la plupart par d'autres travailleurs ou concordent avec ceux d'auteurs qui m'ont précédé. Je donnerai, en même temps, les techniques précises employées.

ACTION DE LA LUMIÈRE. — PHOTOTROPISME

Plaçons dans un vase de verre cubique une population assez dense de Daphnies fraîchement pêchées. Portons le tout dans une chambre noire. Nous pourrions éclairer notre récipient par un faisceau lumineux parallèle, normal à la paroi. Le faisceau pourra être un rayon solaire

capté au dehors par un héliostat et pénétrant par un trou du volet, ou un faisceau produit par une source artificielle enfermée dans une lanterne étanche, munie d'un système optique convenable. Arrangeons-nous pour que tout le vase soit éclairé, puis éliminons le faisceau après la traversée du récipient par un miroir à 45°. L'observation se fera facilement en se tenant sur les côtés du vase en expérience et dans l'ombre.

Dans ces conditions, on s'aperçoit que le plus souvent les *Daphnies*, qui forment une population assez hétérogène, se répartissent en deux groupes. L'un se trouve sur la face éclairée vers la source et en surface. Il est doué de phototropisme positif et se trouve formé surtout d'individus jeunes et non ovigères. L'autre se trouve sur la face opposée et en profondeur : il est formé surtout de femelles ovigères facilement reconnaissables et douées de phototropisme négatif.

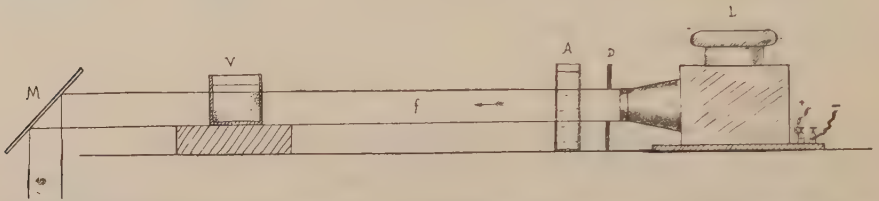


FIG. VI. Action de la lumière sur les *Daphnies*. L, lanterne étanche ; D, diaphragme ; A, cuve destinée à arrêter les rayons thermiques ; V, vase où se trouvent les animaux ; f, faisceau lumineux ; M, miroir à 45°

Dans chaque groupe une fois l'équilibre atteint, les animaux oscillent verticalement sous l'action de leurs antennes et la répartition reste à peu près constante. Il faut, d'ailleurs, remarquer que la densité de la population n'est pas régulière. Les *Daphnies* sont d'autant plus nombreuses qu'on est plus près de la paroi, et s'agitent d'autant plus qu'elles sont plus serrées, car elles se gênent et se bousculent réciproquement.

Tels sont les faits que l'on observe pour une température de l'eau, variant de 16 à 18° et avec des lumières fortes, en particulier la lumière solaire directe.

Si la température de l'eau est plus élevée, on constate souvent une désensibilisation de plus en plus nette des *Daphnies* adultes. Elles sont moins attirées par la lumière, leur amas sur la face éclairée est moins dense, plus lâche et leurs mouvements natatoires sont plus actifs. Au-dessus de 25°, les animaux manifestent une tendance de plus en plus nette à devenir négatifs, le signe de leur tropisme tend à se renverser. Seuls les individus très jeunes restent nettement positifs à partir de 30°.

Dans la plupart des cas, et dans les conditions ordinaires, les Daphnies montrent un phototropisme positif très net.

INFLUENCE DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE. — Si l'on diminue progressivement l'intensité du faisceau, les formes négatives deviennent indifférentes, puis le tropisme se renverse et toutes les Daphnies prennent une réaction positive. En même temps, les animaux primitivement condensés au fond du vase s'élèvent peu à peu vers la surface. Les individus jeunes gardent toujours un héliotropisme positif, quelle que soit l'intensité lumineuse, mais l'énergie de la réaction semble s'affaiblir avec la diminution de la quantité de lumière.

Si maintenant on choisit une intensité et une température telles que toute la population soit positive, et si on augmente l'intensité de la source, on arrive à reséparer les deux groupes et il apparaît que la séparation est d'autant plus rapide et plus nette que l'intensité devient plus forte.

Je n'ai jamais eu à ma disposition les moyens matériels permettant de mesurer l'énergie totale incidente et ne puis donner de chiffres précis, mais les phénomènes sont suffisamment nets pour qu'on puisse affirmer que la vitesse du renversement est fonction de l'intensité, d'autant plus grande que la lumière est plus forte.

INFLUENCE DE LA NATURE DES RADIATIONS. — Elle a été étudiée par deux méthodes : celle des écrans absorbants et celle du spectre solaire.

Dans le premier cas, on interpose sur le trajet du faisceau un verre coloré placé contre la paroi, de manière à arrêter toute une catégorie de rayons, en laissant passer les autres. J'ai employé des verres bleus, verts, rouges.

Là encore, pour des raisons d'outillage, je n'ai pu mesurer le coefficient d'absorption des verres employés. Mais cette mesure a été faite par d'autres auteurs qui ont employé la même méthode et mes résultats concordent avec les leurs, quoique plus grossiers.

Dans le second cas, on réalise un spectre pur, largement étalé dans le vase en expérience.

Les deux méthodes se sont confirmées réciproquement. Ce sont les radiations vertes, bleues et violettes qui sont efficaces. La lumière rouge n'a aucune action.

Ces résultats avaient déjà été trouvés par LOEB sur des nauplii de *Balanus perforatus* ; ils ont été précisés sur de nombreux animaux, y compris les Daphnies, par d'autres chercheurs qui sont arrivés à des résultats tout à fait comparables, mais plus rigoureux.

INFLUENCE DE LA PRESSION. — A l'aide d'une pompe, j'ai comprimé l'eau des vases où vivaient des Daphnies jusqu'à deux atmosphères et demie. Je n'ai observé qu'une augmentation légère, mais assez nette du phototropisme. Mais la répartition verticale n'est nullement changée, même si l'on comprime brusquement. A la décompression lente ou brusque les animaux ne réagissent pas. Il n'a pas été possible d'essayer des pressions plus fortes.

INFLUENCE DU MILIEU CHIMIQUE. — LOEB avait déjà montré que l'intensité de la réaction phototropique et même son signe peuvent être modifiés par l'addition au milieu de diverses substances chimiques à l'état de traces. J'ai repris ses expériences et comme lui, j'ai trouvé que les acides renforcent nettement le phototropisme positif. J'ai essayé successivement HCL N/500, SO^4H^2 N/1000, NO^3H N/500, $\text{CH}^3\text{-CO}^2\text{H}$ N/500 et quelques autres acides organiques (butyrique, tartrique, etc.)

J'opérais de la façon suivante. On plaçait 750 cmc. environ de la solution acide titrée dans un vase cubique en verre, normal à un faisceau lumineux. Puis, on filtrait l'eau contenant les Daphnies sur une toile métallique et l'on portait les crustacés mis à sec dans la solution acide. Un vase témoin plein d'eau ordinaire était toujours placé à côté du récipient en expérience, rigoureusement dans les mêmes conditions.

L'acide carbonique a une action particulièrement puissante, comme LOEB l'a signalé. On peut tout simplement, comme il l'indique, lancer dans un vase contenant une population en expérience, un bref jet d'un siphon d'eau de Seltz. Instantanément, les animaux deviennent extrêmement positifs et nagent en ligne droite vers la source. Cette expérience très simple, est très frappante, elle est devenue classique depuis longtemps.

Les bases essayées comme les acides, m'ont paru à peu près inefficaces. Je n'ai jamais constaté une action antagoniste des acides et des alcalis. De même, les sels sont pour la plupart sans effet, sauf à de très hautes concentrations où ils sont rapidement mortels.

Je n'ai vu de réaction intéressante qu'avec le chlorure de potassium

N/500. Il apparaît une désensibilisation manifeste avec une sorte de paralysie des mouvements : la répartition devient beaucoup plus irrégulière. Or, si l'on ajoute dans le vase une trace de chlorure de calcium on voit bientôt les Daphnies reprendre leurs mouvements et leur répartition ordinaire. Il semble qu'elles soient guéries de leur intoxication potassique par le sel de calcium.

Or, dans ses recherches sur l'excitabilité et la contraction musculaire, LOEB a montré l'importance des ions K et Ca, et de la valeur relative de leur concentration réciproque ; en d'autres termes, l'importance pour la contraction du rapport $\frac{C. K}{C. Ca}$ — C. K = concentration en ions K ; C. Ca = concentration en ions Ca.

Il semble probable que dans l'expérience précédente, la valeur de ce rapport soit abaissée par l'introduction dans les muscles des animaux d'ions K qui diffusent. D'où des contractions plus difficiles et moins efficaces, une sorte de paralysie. L'introduction d'ions Ca supplémentaires dans la liqueur rétablirait par diffusion dans le système musculaire des Daphnies, le rapport nécessaire à des contractions normales. On peut ainsi penser qu'on a en réalité modifié la réaction tropique en intervenant sur l'appareil locomoteur.

Nous avons vu que, le plus souvent, les Daphnies âgées et presque toujours ovigères, réagissent à l'inverse des formes jeunes et immatures. Je me suis demandé quelle pouvait être la cause de cette différence. Est-elle due à la présence de substances chimiques spéciales qui prennent naissance dans l'organisme au cours de l'évolution et deviennent de plus en plus abondantes chez les formes âgées ? Ne seraient-ce pas les produits du métabolisme qui interviendraient, soit les substances de réserve, soit plutôt les substances de déchet accumulées dans l'organisme vieilli ? On sait que certaines théories du vieillissement le considèrent comme dû à l'encombrement du corps par des excréta insuffisamment éliminés.

Si ces hypothèses sont exactes, on doit pouvoir modifier le phototropisme des animaux en expérience, par addition au milieu, de solutions, soit de substances alimentaires, soit de produits de la digestion, soit enfin de produits de déchet, ou de la désassimilation physiologique.

J'ai donc cherché systématiquement l'influence sur le phototropisme des Daphnies jeunes ou adultes, d'une part des produits de la digestion des principaux aliments, d'autre part des substances de déchet qu'on trouve chez la plupart des animaux.

J'ai placé à côté de vases témoins des populations dans des solutions de concentrations variées de sucres : glucose, lévulose ; parmi les hexoses : maltose, saccharose, lactose ; parmi les di-hexoses : de savons solubles, de glycérine, de peptones, d'albumine.

J'ai bien constaté une légère sensibilisation qui n'est vraiment bien nette qu'avec l'albumine, mais elle ne peut pas expliquer les différences observées dans l'eau ordinaire entre les deux catégories d'individus. Même dans le cas de l'albumine où une action assez nette est visible, un facteur spécial entre en jeu : le coefficient de viscosité augmente fortement par l'addition du protéique, et l'on ne sait pas exactement à quelle cause il faut rapporter le phénomène observé. Cependant, on peut constater que l'empois d'amidon, la gomme arabique agissent un peu comme l'albumine, ce qui fait croire plutôt à une action physique.

Comme matières de déchet, j'ai étudié l'urée, l'acide urique, les urates alcalins, qui sont aussi de légers sensibilisateurs.

Mais d'une manière générale, j'ai été amené à penser que l'hypothèse formulée plus haut n'était pas admissible : que ce n'était pas le métabolisme nutritif qui influençait le signe de la réaction.

J'ai ensuite songé à des variations respiratoires, des différences dans le coefficient d'aération du milieu interne qui varierait avec l'âge, de réducteur devenant oxydant par exemple ou inversement ; d'où l'idée de vérifier l'action des oxydants et des réducteurs.

J'ai donc essayé l'action du sulfate ferreux, du sulfure d'ammonium comme réducteurs et j'ai pu constater que ce sont de vigoureux sensibilisateurs presque comparables dans leur action à l'acide carbonique. Mais ils sont très toxiques et provoquent une mort rapide.

Comme oxydants, j'ai essayé l'acide chromique, le permanganate de potasse acide ou alcalin, l'eau oxygénée. Les phénomènes sont beaucoup moins nets, fugaces, souvent assez variables et d'interprétation très difficile. Il semble cependant qu'après une très courte sensibilisation positive, il y a une désensibilisation de plus en plus grande pouvant même aboutir au renversement.

Mais, si l'on examine les phénomènes de près, on voit que, dans ces diverses expériences, on agit aussi bien sur les formes positives jeunes que sur les Daphnies négatives. Dans ces conditions, il est impossible de tirer des conclusions fermes en faveur de l'hypothèse énoncée plus haut : au contraire, il semble bien qu'il faille la rejeter et que si elle contient une part de vérité, elle est sans doute très faible.

Reste alors à envisager, l'influence possible des produits génitaux, des œufs et des ovaires mûrs. J'ai essayé de déterminer cette influence possible par la méthode suivante :

Dans un grand vase, on place des Daphnies de tout âge et on éclaire horizontalement par un faisceau lumineux. On obtient les deux groupes habituels. Les formes jeunes non ovigères sont positives et sur la face

éclairée : les individus ovigères donnent un amas négatif sur la face obscure. A l'aide d'un siphon formé d'un tube de verre recourbé on aspire cet amas. L'eau en sortant de la grande branche du siphon traverse une toile métallique horizontale qui arrête tous les crustacés. On les recueille à l'aide d'une spatule de verre, les met dans un petit cristalliseur et les porte à l'étude à 40° où ils sèchent rapidement. On recueille le magma et on le broye dans un petit mortier d'agate. La poudre obtenue est reprise par un peu d'eau physiologique, on

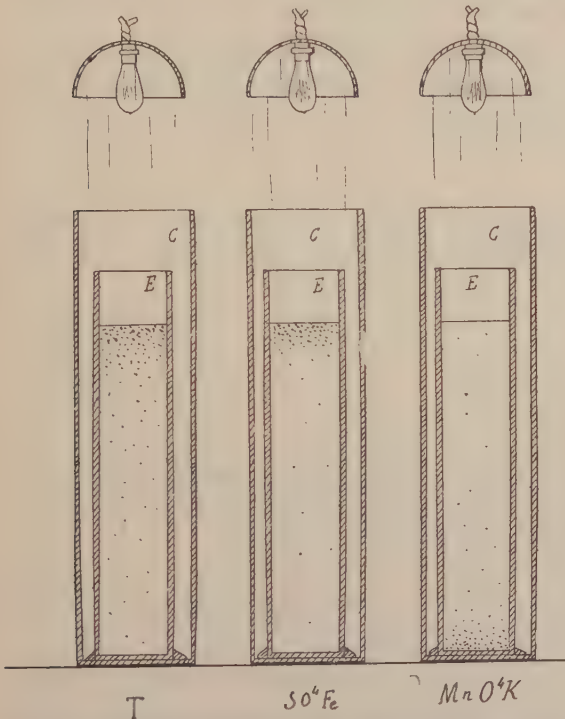


FIG. VII. *Daphnies*. Eclairage par-dessus : action du sulfate ferreux et du permanganate de potasse. T, témoin; SO_4Fe , sulfate ferreux ; MnO_4K , permanganate de potasse ; E, éprouvette contenant les animaux C, cylindre de papier noir. Les orifices de visée n'ont pas été figurés.

laisse en contact au moins deux heures à 40°, puis on filtre sur bougie de porcelaine dans un petit appareil de Kitasato. On a donc ainsi obtenu un extrait de Daphnies ovigères. On peut en préparer un semblable à partir d'individus jeunes.

Ces extraits pourront être ajoutés à de tout petits vases où se trouvent des formes jeunes positives.

Cette série d'expériences réalisée en 1910, 1911, 1912, m'avait donné les résultats suivants. L'extrait d'adultes ovigères diminuait nettement

le phototropisme positif des *Daphnies* jeunes et même en rendait indifférentes un certain nombre, parfois on arrivait à obtenir une certaine proportion d'individus négatifs. Un même volume de liquide physiologique, ou d'extrait de jeunes, ne produisait pas du tout le même résultat, et j'ai ainsi cru trouver une influence nette des produits sexuels sur le phototropisme.

Mais en 1920, j'ai voulu reprendre cette expérience, et, à ma grande surprise, je n'ai obtenu aucun résultat précis, malgré de nombreux essais. Je ne sais à quoi attribuer la réussite autrefois et les échecs actuels. Aussi les résultats anciens obtenus, doivent être considérés comme douteux jusqu'à nouvel ordre.

SENSIBILITÉ DIFFÉRENTIELLE LUMINEUSE. — Toute variation brusque dans l'éclairage produit, un mouvement vertical des *Daphnies*. Quel

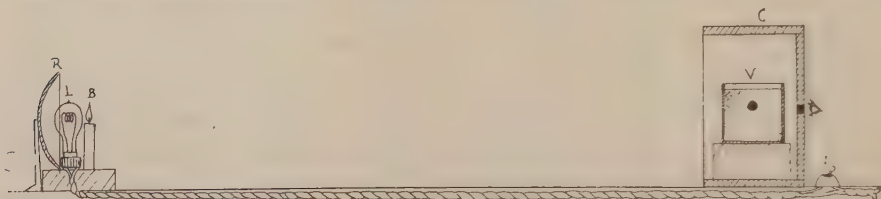


FIG. VIII. Sensibilité différentielle lumineuse des *Daphnies*. Dispositif expérimental. I, interrupteur ; C, caisse noire ; V, vase ; B, bougie ; L, lampe électrique ; R, réflecteur.

que soit le sens de la variation, si elle est assez considérable, il y a chute des animaux.

On peut le démontrer d'une façon simple, par la technique suivante :

Un vase cubique contient une population de *Daphnies* nageant dans l'eau ordinaire. On porte ce vase dans une chambre noire et on l'éclaire par une bougie placée à un mètre de distance. L'observation des animaux se fait en se plaçant sur le côté du vase. Mais il est nécessaire d'être habillé de noir, de ne porter aucun linge blanc, ni de faux-col, et d'observer soit derrière un écran noir pourvu de deux orifices pour les yeux, soit, ce qui est plus commode, en se couvrant d'un masque noir qui laisse les mains libres. Si l'on ne prend pas ces précautions, les réactions sont troublées fortement. En effet, dans une lumière aussi faible, on est obligé de s'approcher très près pour voir les Cladocères. Or, les rayons réfléchis par le linge blanc et le visage agissent sur les animaux, et on les voit se précipiter vers l'observateur en quittant la face éclairée du vase. La figure ou le linge blanc, fonctionnent comme source plus puissante et

plus efficace que la bougie, parce que beaucoup plus proche. Ce trouble est d'autant plus intense que les Daphnies sont mieux adaptées à la lumière faible. Après une heure et demie de séjour à l'obscurité, ces phénomènes sont extrêmement nets.

J'ai fini par adopter le dispositif suivant. Je plaçais le vase dans une caisse noircie de tous les côtés aussi bien en dedans qu'en dehors, mais dont une paroi avait été enlevée. C'est par là que la lumière pénétrait. Les trois autres parois latérales étaient percées d'un petit trou par où se faisait l'observation.

Près de la bougie se trouvait une lampe électrique à réflecteur orienté

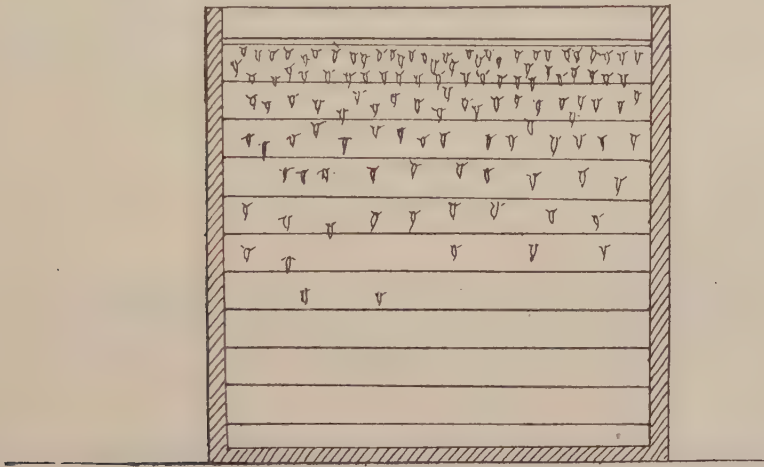


FIG. IX. Aspect du vase, vu par transparence dans la lumière de la bougie.

vers les animaux. Le bouton de commande de la lampe était sur la table à portée de la main de l'observateur.

Pour faciliter le repérage des Daphnies, il est commode de tracer sur la paroi postérieure du vase des traits horizontaux parallèles. On observait les Crustacés dans la lumière de la bougie ; on note leur répartition, puis on allume brusquement la lampe, tout restant dans l'ordre primitif. Les animaux cessent immédiatement de nager, tombent souvent de plus d'un centimètre, puis les mouvements reprennent rapides, et les Daphnies ont bientôt retrouvé une répartition du même type que précédemment. Mais l'amas qu'ils forment sur la face éclairée est plus dense et un peu plus bas.

Lorsque l'équilibre nouveau est atteint, au bout de 15 à 30 minutes

par exemple, on éteint brusquement la lampe. Il y a encore chute passive, mais elle est beaucoup plus brève. Elle est suivie d'une ascension rapide et les Cladocères reprennent bientôt la répartition du début. En attendant suffisamment entre les allumages et les extinctions successifs (au moins un quart d'heure) on peut répéter l'expérience autant de fois qu'on le veut et avec les mêmes résultats.

Mais pour que les mouvements soient nets, il est nécessaire que la variation lumineuse soit brusque. Si elle est lente et continue, ils ne se produisent pas.

Pour le prouver, on peut : 1° prendre comme source initiale la lampe électrique, en n'y envoyant tout d'abord qu'un courant très faible, juste nécessaire pour rougir le filament et permettre l'observation. L'équilibre atteint, à l'aide d'un rhéostat, on augmente peu à peu et très doucement le courant de la lampe et son pouvoir émissif. Rien ne se passe, même quand on arrive à un éclairage intensif. Il y a seulement un phototropisme plus intense, une augmentation de la densité sur la face éclairée et une nage plus active. Mais jamais on n'observe la chute passive si caractéristique du début.

2° On éclaire par une bougie placée à un mètre, sur un petit chariot mobile sur deux rails. On peut rapprocher lentement ce chariot à l'aide d'un petit treuil. Si l'on tourne lentement celui-ci, on ne produit aucune chute, même quand la bougie arrive presque au contact du verre.

J'ai voulu voir si la loi de WEBER-FECHNER s'appliquait à ces mouvements verticaux. J'ai donc entrepris un certain nombre d'expériences pour le vérifier.

Des Daphnies sont mises dans un vase cubique plein d'eau ordinaire. On le place dans la caisse noire pourvue d'orifices de visée et dont une paroi est enlevée pour permettre le passage des rayons. Le vase est donc éclairé sur une seule face, le côté opposé porte des traits horizontaux équidistants de un centimètre et parallèles. La source lumineuse est placée sur un chariot mobile qui peut rouler sur des rails perpendiculaires à la face éclairée du vase. Une longue règle graduée en centimètres est placée entre les rails et une simple lecture donne la distance de la source à la caisse. L'observation se fait par l'orifice postérieur de celle-ci, de telle sorte que le vase soit placé entre l'œil et la source. Dans ces conditions, l'observation est très facile, on voit très bien les animaux et les traits de repère horizontaux du récipient. Ces derniers vont

servir à mesurer la vitesse de chute dans l'unité de temps, donnée par une montre ou un métronome.

Un aide peut rapprocher au commandement la source de la caisse ou bien ce mouvement peut être réalisé à l'aide d'un petit treuil. Si on veut le limiter, on place des cales à distance connue sur les rails.

Les expériences sont faites de la manière suivante :

Soit une bougie prise comme source. On la place sur le chariot à 1 m. 50 de distance du vase où nagent les Daphnies. L'équilibre stable réalisé, on rapproche brusquement la bougie de 1 cm. On n'observe rien.

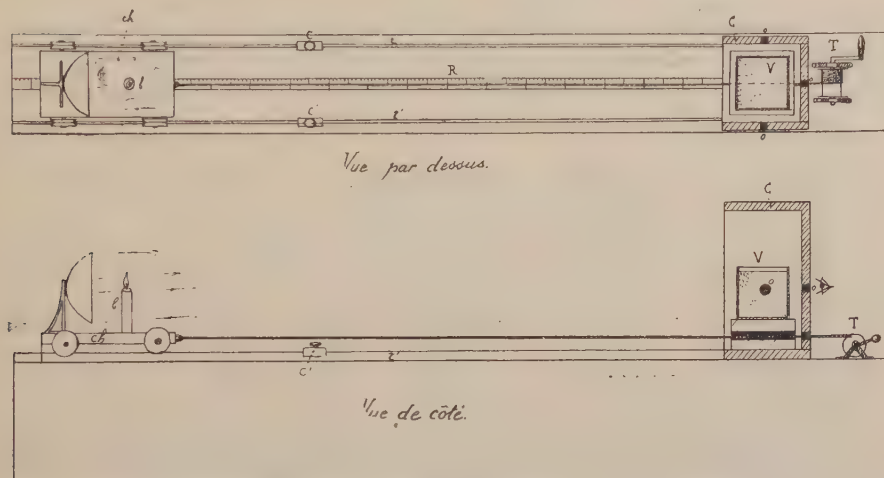


FIG. 10. T, treuil ; C, caisse noire ; o, orifices de visée ; R, règle graduée ; r, rails ; ch, chariot ; e, cales ; V, vase ; b, bougie.

On reporte la bougie à 1 m. 50, puis la rapproche de 2 cm. et ainsi de suite jusqu'au moment où un mouvement vertical mesurable apparaît. On note celui-ci qui servira de type unitaire. L'expérience m'a montré que dans ces conditions, il fallait rapprocher la bougie d'au moins dix centimètres pour produire une chute nette. Naturellement, si le rapprochement est plus considérable, le mouvement est plus grand et plus visible. La chute est d'autant plus considérable qu'on rapproche davantage.

Il est bien évident que, dans cette expérience, l'intensité de la source n'a pas changé. Seul l'éclairement des Daphnies a été modifié en suivant la loi de Newton et l'énergie lumineuse arrivant par unité de surface s'est accrue.

La distance de rapprochement minimum nécessaire de la bougie

(10 cm.) doit être considérée comme mesurant la variation lumineuse la plus petite provoquant le mouvement, comme le seuil d'excitation pour la source utilisée, à la distance choisie.

On remplace alors, à la même distance (1 m. 50), la bougie primitive par d'autres sources lumineuses et l'on détermine, par le même procédé, de quelle distance minimum il faut les rapprocher des animaux, pour produire le même mouvement. Comme sources nouvelles, j'ai utilisé : un bec de gaz papillon, une lanterne à acétylène, un bec Auer, 4 bougies.

On trouve alors les chiffres suivants :

30 à 35 cm. : 50 cm. ; 75 à 80 cm. ; 35 à 40 cm.

Les intensités relatives des diverses sources employées sont ensuite mesurées par rapport à la bougie, à l'aide d'un photomètre Bunsen. Elles sont les suivantes :

Bougie : 1 : Bec papillon : 3,097 ; Lanterne à acétylène : 4,84 ;

Bec Auer : 7,64 ; 4 bougies : 4.

Comparons les distances de rapprochement et les intensités relatives. Nous avons :

	Bougie	Bec papillon	Lanterne	Bec Auer	4 bougies
Intensités.....	1	3,097	4,84	7,64	4
Distances (en cm.)..	10	30 à 40	50	75 à 80	35 à 40

On voit donc que les distances croissent proportionnellement avec les intensités. Ceci revient à dire que les animaux sont d'autant moins sensibles aux variations lumineuses que la source est plus intense.

Comme la réponse des animaux n'est pas une sensation simple, mais un mouvement c'est-à-dire un complexe mal défini ; que, d'autre part, les sources n'ont pas la même composition et ne sont pas comparables, on aboutit à une loi beaucoup plus compliquée que la loi de WEBER-FECHNER.

ACTION DE LA TEMPÉRATURE. — THERMOTROPISME

Il est possible que les Daphnies possèdent un thermotropisme positif. Mais il est tellement difficile, sinon presque impossible, de réaliser des expériences correctes avec les animaux aquatiques, que ce point reste douteux.

Plaçons les Daphnies dans un vase cubique dont les quatre faces sont des vitres, le fond une lame de zinc. Chauffons un point de celle-ci

avec un dard de chalumeau. Souvent, les animaux les plus proches se précipitent brusquement sur le point chauffé, bien avant l'établissement des courants de convection et en dehors de leur zone.

SENSIBILITÉ THERMIQUE DIFFÉRENTIELLE. — Mais, si le thermotropisme est douteux, il est incontestable que nos Cladocères sont doués d'une sensibilité thermique différentielle fort nette. On peut le démontrer par la technique qui nous a déjà servi pour les animaux précédents : à savoir la création dans un vase de couches superposées et de températures différentes.

Si nous avons une couche supérieure chaude à 27° , une froide inférieure à 14° , les animaux seront tous dans celle-ci. Si la région supé-

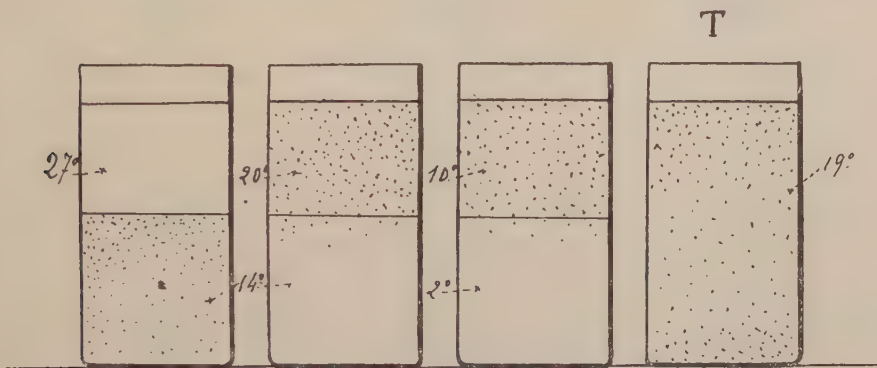


FIG. XI. Sensibilité différentielle thermique des *Daphnies*. T, Vase témoin.

rieure est à 20° , l'inférieure à 14° , ils seront dans la zone chaude. Si l'on a 10° en haut et 2° en bas ils seront dans la couche supérieure.

Bien entendu, dans toutes ces expériences, l'intensité lumineuse reste constante et identique pour tous les vases, y compris les témoins.

Il semble donc qu'en général, nos Crustacés se tiennent de préférence dans une zone dont la température oscille autour de 18° .

En outre, la chaleur a sur les *Daphnies* une autre action. Toute variation brusque dans la température du liquide provoque une chute verticale. La réaction est surtout nette pour une élévation thermique. On peut aisément le démontrer, à l'aide de l'appareil suivant.

Un long tube de verre de un mètre environ sur deux centimètres de diamètre est fermé à la lampe à l'une de ses extrémités. Il traverse à chacun de ses tiers, un large bouchon de liège, sur lequel s'adapte un cylindre de verre beaucoup plus large et de dix à quinze centimètres de

hauteur. Le tube central traverse donc selon leur axe longitudinal deux manchons plus larges et situés à des niveaux différents. A l'aide d'un support à pince, on pourra tenir l'appareil vertical.

Remplissons le tube central d'eau ordinaire contenant des *Daphnies*. Plaçons-le droit dans son support, devant une fenêtre éclairée par la

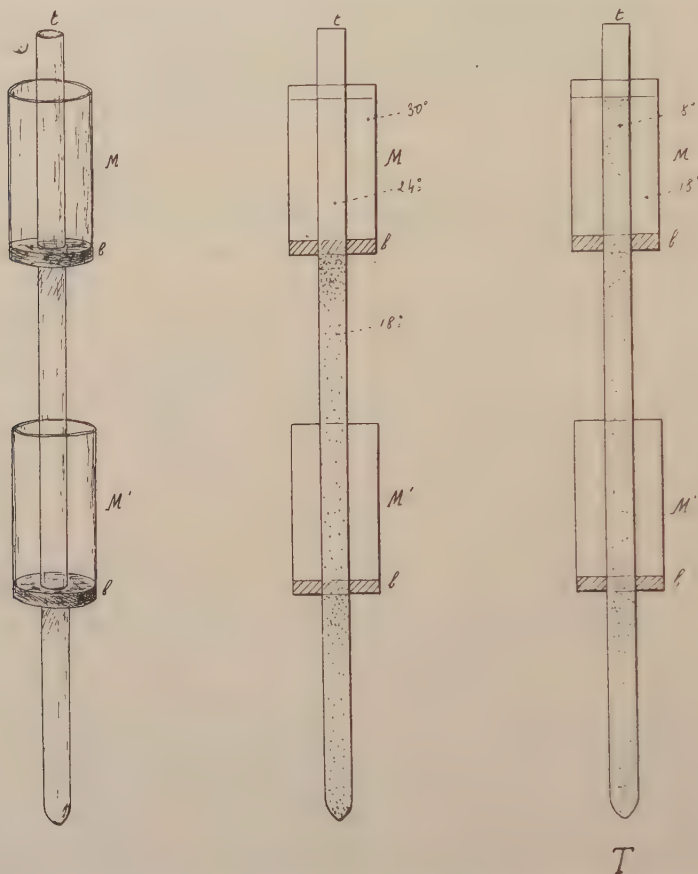


FIG. XII. Action de la température sur les *Daphnies*. *t*, tube central; *MM'*, manchons; *b*, bouchons; *T*, témoin

lumière du ciel et attendons l'établissement de l'équilibre. La répartition suivante s'établit presque toujours. On trouve de nombreux animaux un peu partout; mais, ils sont nettement un peu plus denses au voisinage de la surface et du fond.

Soit 18° la température de l'eau du tube central. Versons dans le manchon supérieur de l'eau à 30° en nous arrangeant pour faire coïncider les niveaux dans le tube et le manchon, de manière à éviter la créa-

tion de courants de convection dans le liquide intérieur. Immédiatement, les Daphnies qui se trouvent dans la zone chauffée se laissent tomber passivement. En arrivant dans l'eau froide, elles se remettent à nager et leur danse rythmique reprend. Mais jamais elles ne remontent dans l'eau chauffée, dont la température est d'environ 24°.

Un nouvel équilibre s'établit au-dessous de la région chaude qui reste vide. A mesure que le refroidissement se produit, les Crustacés remontent vers la surface et vont finir par reprendre la répartition du début lorsque l'eau centrale se sera refroidie.

Pour que le mouvement se produise il faut : 1° que la variation soit brusque ; 2° qu'elle atteigne une valeur minimum (seuil d'excitation). Une variation continue ne produit pas de chute, mais augmente la vitesse

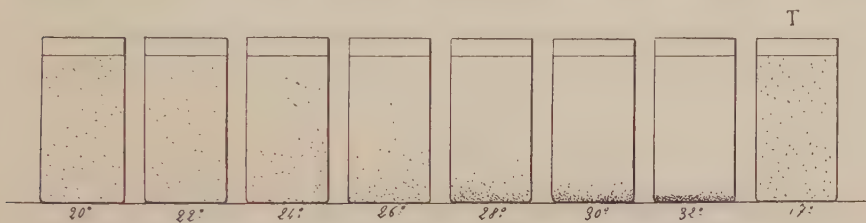


FIG. XIII. Action de la température sur le niveau de flottaison des *Daphnies*. T, témoin.

des mouvements natatoires sans changer l'allure de la répartition.

Enfin, il y a une relation manifeste entre la valeur minimum nécessaire de la variation et la température initiale du tube central.

ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LE NIVEAU DE FLOTTAISON. — La température de l'eau où vivent des Daphnies agit directement sur leur niveau de flottaison et d'une manière très nette.

Pour le prouver, il suffit de répartir une population de Cladocères dans une série de tubes de BOREL, dont l'eau forme une gamme croissante de températures. Les Crustacés se tiendront d'autant plus bas que l'eau sera plus chaude.

La figure XIII donne une idée exacte des répartitions observées, bien entendu tous les tubes sont dans les mêmes conditions physico-chimiques sauf en ce qui concerne la température.

SENSIBILITÉ DIFFÉRENTIELLE CHIMIQUE

Plaçons des Daphnies dans une série de tubes de BOREL rangés côte à côte, devant une fenêtre. Tous contiennent de l'eau ordinaire et pré-

sentent bientôt une répartition sensiblement identique. A l'aide d'une pipette effilée, nous introduirons au fond de ces tubes (sauf un qui servira de témoin) des solutions assez concentrées de différentes substances minérales ou organiques. Il va se créer par diffusion des couches de concentration et de densité progressivement croissantes à partir de la surface.

On voit les animaux s'élever peu à peu et d'autant plus vite que la substance est plus diffusible. Avec les acides par exemple, qui vont très vite, les Crustacés montent rapidement à la surface où ils sont bientôt tués.

Le phénomène d'ascension s'observe, quelle que soit la solution employée : on l'obtient avec la gomme arabique, l'albumine qui sont des colloïdes ne modifiant pratiquement pas la pression osmotique. Il semble qu'il faille faire intervenir uniquement une sensibilité chimique différentielle, et l'expérience réalisée ne serait qu'une variante de celles de PFEFFER sur les spermatozoïdes de Fougères et de Mousses, de JENNINGS et son école sur les Infusoires, de H. Munro Fox sur les Bodo.

RÉSUMÉ

En résumé, nous avons pu constater que les Daphnies sont douées de phototropisme positif. Celui-ci peut s'affaiblir ou se renverser sous diverses influences, en particulier l'intensité lumineuse, la température, divers agents chimiques. Parmi ceux-ci, les acides et les réducteurs agissent comme sensibilisateurs, les oxydants comme désensibilisateurs.

Les Crustacés étudiés possèdent, en outre, une sensibilité lumineuse différentielle très nette qui provoque des mouvements verticaux pour toute variation d'intensité, à condition qu'elle soit brusque. La variation n'agit que si elle dépasse un seuil d'excitation en rapport avec l'intensité des sources employées. Cette sensibilité intervient pour déterminer le niveau de flottaison des animaux.

Vis-à-vis de la chaleur, il semble que les Daphnies aient également un thermotropisme positif, mais surtout une sensibilité thermique différentielle très puissante. Celle-ci contribue pour beaucoup à régler la zone de flottaison des crustacés. Elle agit d'une manière très efficace dans un milieu thermiquement hétérogène comme sera souvent un lac profond. En règle générale, son action est opposée à celle de la lumière.

Enfin, les Cladocères étudiés ont montré l'existence d'une sensibilité chimique différentielle fort délicate vis-à-vis de nombreuses substances chimiques.

II. — Nauplii de Balanes.

Au moment où j'ai commencé mes recherches, je ne connaissais le travail de GROOM et LOEB sur les nauplii de Cirrhipèdes, que par des analyses très sommaires et très incomplètes. J'ai réalisé sur les larves de Balanes un très grand nombre d'expériences. Mais la plupart de celles-ci sont exactement du même type, parfois absolument identiques à celles qui furent réalisées par les deux auteurs précités. Les résultats obtenus sont rigoureusement les mêmes que ceux décrits antérieurement par GROOM et LOEB et je ne puis que confirmer les faits qu'ils ont signalés.

Je les résume brièvement, sans insister sur les techniques employées qui, la plupart du temps, ne sont pas originales.

A l'éclosion, les nauplii sont doués d'un phototropisme positif très net et très intense pour toutes les intensités lumineuses. Si la lumière est très faible, ils restent toujours positifs. Si elle est forte, on voit un certain nombre d'individus devenir négatifs. Les formes positives sont toujours superficielles, les formes négatives toujours profondes. Ces dernières redeviennent positives par un séjour prolongé à l'obscurité, ou une diminution très forte de l'éclairage.

En lumière vive, la vitesse du renversement est fonction de l'intensité. Plus elle est grande, plus rapide est le changement de signe. Il y a un rapport étroit entre l'intensité lumineuse et la vitesse du renversement, fait signalé par GROOM et LOEB.

Mais, ce qu'ils n'ont pas vu nettement, c'est que pour une intensité constante et assez forte, la vitesse du renversement est aussi fonction de la température. Plus celle-ci est élevée, plus le changement de signe est rapide, plus elle est basse, plus les formes négatives sont difficiles à obtenir. Le sens de la réaction phototropique dans un milieu normal est donc fonction de deux variables : 1^o l'intensité lumineuse ; 2^o la température.

C'est, je pense, cette action thermique, combinée à des variations de concentration, qui a donné à VIGUIER des résultats contradictoires dans les expériences qu'il a effectuées à Alger, sur les nauplii de *Balanus perforatus*, espèce qui avait précisément servi à GROOM et LOEB.

Derrière un verre rouge, la réaction phototropique ne se produit pas ou elle est très faible. Derrière un verre bleu, elle est aussi nette qu'à la lumière blanche.

Avec le temps, c'est-à-dire avec l'âge des animaux, la réaction perd de sa netteté et de sa précision.

A l'obscurité prolongée, les nauplii tombent sur le fond du vase qui les contient.

J'ai étudié les variations du phototropisme des nauplii de Balanes en fonction des variations physico-chimiques du milieu où ils se trouvent, ce que GROOM et LOEB n'ont pas fait.

Les acides (HCl, NO^3H) n'ont aucune influence, il en est de même de la soude, du glucose. Le permanganate de potasse est très toxique, à l'état de traces, il désensibilise et même arrive à renverser les formes positives. L'acétone (1-2 gouttes pour 20 cmc. d'eau de mer) agit de la même façon, mais les animaux redeviennent positifs à l'agonie. L'acide picrique (1 goutte d'une solution saturée pour 20 cmc. d'eau normale) renverse le phototropisme positif.

De même la dilution change le signe de la réaction chez les formes positives. L'eau douce flottant sur l'eau de mer normale, fonctionne comme une barrière très efficace.

Les anesthésiques semblent retarder le renversement en fonction de l'intensité lumineuse.

Enfin, l'eau privée de calcium par un oxalate désensibilise et tue très vite les larves, tandis que l'eau privée de sulfates par un sel soluble de baryum ne paraît les gêner en rien.

En somme, les nauplii de Balanes se comportent dans l'ensemble comme les Copépodes que nous étudierons plus loin

III. — Zoés de Maia Squinado Latreille.

A l'éclosion, elles sont douées d'un phototropisme positif très net et très intense, qu'il est très facile à mettre en évidence par des expériences extrêmement simples. C'est donc, comme les nauplii de Cirrhipèdes, un excellent matériel pour l'étude des réactions phototropiques.

Si on les soumet aux mêmes techniques que les nauplii, elles présentent exactement les mêmes réponses et tout ce que nous avons dit au chapitre précédent peut s'appliquer à elles.

Renversement du phototropisme positif en fonction : 1° de l'inten-

sité lumineuse ; 2° du temps d'exposition ; 3° de la température de l'eau, action directive des mêmes radiations, etc., tout se retrouve avec les mêmes caractères et la même netteté.

De même, l'eau diluée renverse le phototropisme positif et joue le rôle de barrière si elle flotte sur de l'eau normale. L'eau surconcentrée renforce au contraire le phototropisme, en outre, les animaux peuvent pénétrer dans une couche dense située au-dessous d'une eau normale. Les zoés semblent s'adapter assez bien à une forte augmentation de la concentration du milieu.

C'est, d'ailleurs, un fait assez général, que les larves de nombreux animaux sont moins sensibles aux variations en plus du milieu que les adultes. Et l'on peut se demander si ce n'est pas sous la forme larvaire que les espèces des mers à forte salure se sont adaptées au milieu concentré où on les trouve. Elles y auraient alors évolué d'une manière distincte des formes océaniques dont elles seraient un phylum adaptatif.

IV. — Copépodes.

Ces animaux constituent souvent la majeure partie du plankton animal recueilli dans les coups de filet. Leur abondance et leur constance ont permis une étude beaucoup plus systématique et beaucoup plus approfondie que les formes précédentes. Cette étude a été faite surtout à Roscoff, dans les mois de juillet, août, septembre.

A cette époque, la faune pélagique de la mer roscovite peut présenter un certain nombre d'espèces de Copépodes pélagiques. Ce sont les suivantes :

CALANIDÆ :

Calanus finmarchicus Gunner.
C. helgolandicus Claus.
Paracalanus parrvus Claus.
Pseudocalanus elongatus Böeck.
Undeuchaeta major Giesbrecht.
Euchaeta hebes Giesbrecht.
Stephos Fultoni T. et A. Scott.

CENTROPAGIDÆ :

Centropages typicus Kröyer.
C. hamatus Lilljeborg.
Isias clavipes Böeck.
Temora longicornis Baird.

CANDACIDÆ :

Candacia armata Böeck.

PONTELLIDÆ :

Labidocera Wollastoni Lubbock.
Pontella Lo Biancoi Canu.
Anomalocera Patersoni Templeton.
Parapontella brevicornis Lubbock.
Acartia Clausi Giesbrecht.
A. discaudata Giesbrecht.

CYCLOPIDÆ :

Oithona nana Giesbrecht.
O. similis Claus.
Cyclopina litoralis Brady.

HARPACTICIDÆ :

Microsetella norvegica Böck.
M. rosea Dana.
Euterpe acutifrons Dana.
Clytemnestra rostrata Brady.

ONCAEIDÆ :

Oncaea ornata Giesbrecht.

CORYCAEIDÆ :

Corycaeus anglicus Lubbock.

MONSTRILLIDÆ :

Monstrilla longicornis J.-C. Thompson.
M. gracilicauda Giesbrecht.
M. helgolandica Claus.
M. grandis Giesbrecht.
M. anglica Lubbock.
Thaumaleus longispinosus Bourne.
T. Thomsoni Giesbrecht.
T. germanicus Timm.
Hæmocera Danae Claparède.
H. filogranarum Malaquin.
H. roscovita Malaquin.

Mais, la plupart de ces espèces ne sont représentées que par un très petit nombre d'individus, ou sont des raretés : de telle sorte qu'il est impossible de réaliser sur elles des expériences suivies. Celles-ci n'ont pu être faites que sur les formes constantes dans le plankton et en quantité assez grande.

Ce furent *Acartia Clausi*, toujours très abondante ; *Centropages hamatus*, également fort commun ; *Temora longicornis*, *Isias clavipes*, déjà beaucoup moins fréquents ; *Euterpe acutifrons*, assez commune ; *Parapontella brevicornis*, parfois assez abondante.

ACTION DE LA LUMIÈRE. — PHOTOTROPISME

Le plankton qui a servi à nos expériences a toujours été récolté dans les mêmes parages. Nous nous servions toujours du même filet, traîné à la même vitesse et pendant le même temps (10 minutes).

Dès la pêche finie, nous rentrions au laboratoire, ce qui nous deman-

dait de 30 à 45 minutes et nous commençons le triage et les expériences.

Le plankton bien vivant était décanté dans trois cristallisoirs de deux litres et demi environ, contenant de l'eau bien fraîche. On les plaçait près d'une fenêtre bien éclairée, mais en évitant la lumière solaire directe, comme il est indiqué plus haut (page 421).

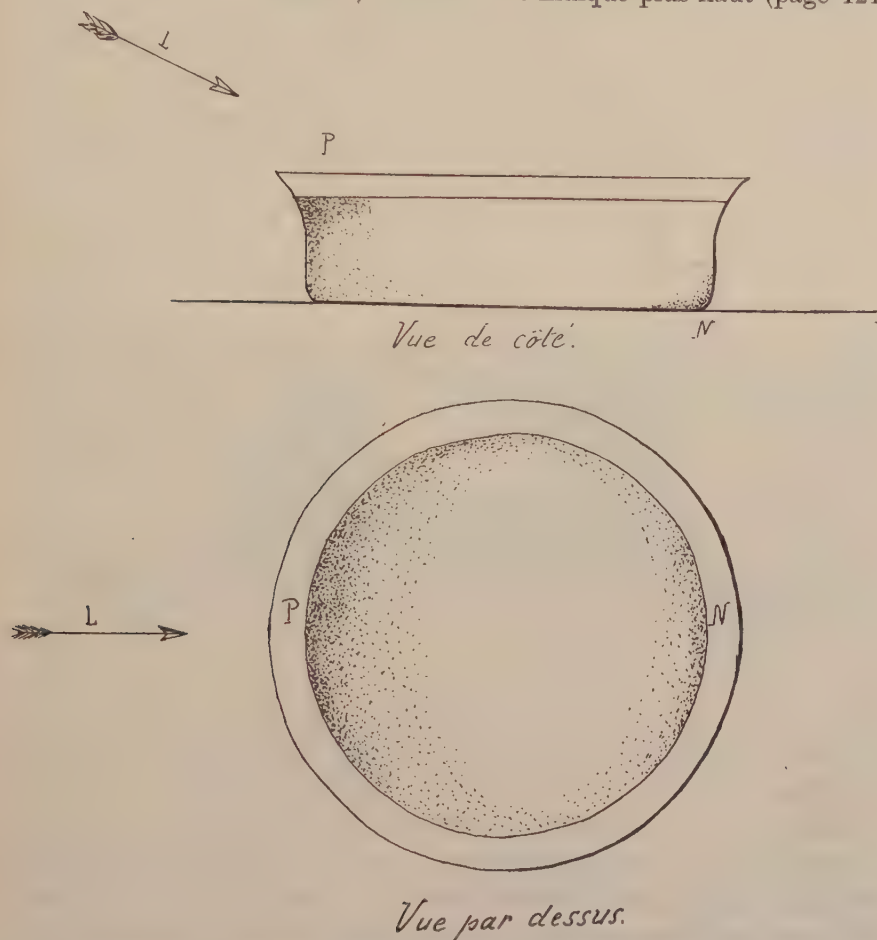


FIG. XIV. Distribution des *Copépodes* en lumière diffuse forte. *L*, direction de la lumière ; *P*, plankton positif ; *N*, plankton négatif.

On enlevait les grosses formes (Méduses, Cydippes, etc.) à la pipette.

Très vite, en moins de 10 minutes, la population de chaque cristallisoir se divise en deux groupes. L'un très dense, tourné vers la fenêtre, comprend les formes à phototropisme positif intense, l'autre beaucoup moins riche, tourné vers le fond de la salle, à l'opposé de la fenêtre, renferme les espèces à phototropisme négatif.

Dans le premier groupe, les animaux sont répartis de la surface au fond d'une manière assez régulière. Dans le second groupe, ils sont toujours profonds, il n'y en a pratiquement pas à la surface.

La figure xiv donne une idée de la répartition observée.

On a, en somme, deux croissants inverses, l'un positif très riche, l'autre négatif beaucoup moins dense, étalé sur le fond. Les deux croissants se raccordent par leurs cornes.

Or, par un examen soutenu et prolongé, on peut constater qu'il y a un échange continu d'individus entre les deux groupes, fait tout à

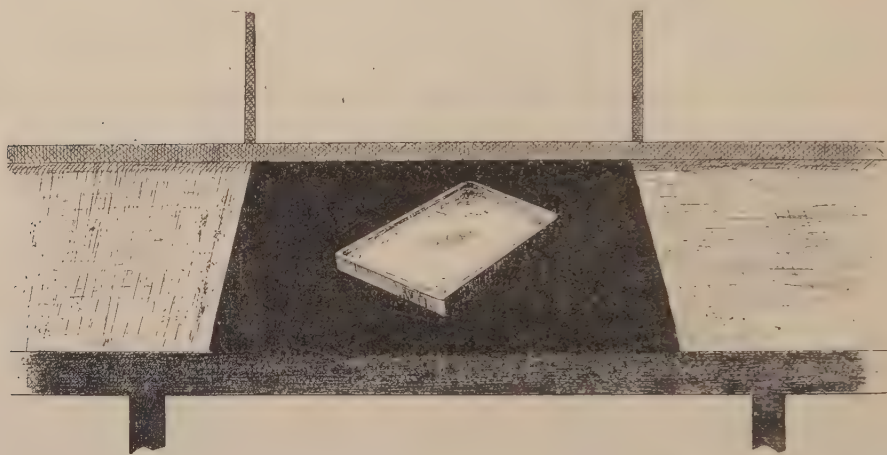


FIG. XV. Répartition des *Copépodes* en lumière diffuse forte, dans une cuvette oblique par rapport à la fenêtre

fait comparable à ce que nous avons vu chez les *Daphnies*, les nauplii de *Balanus* et les zoés de *Maia*.

Prélevons à la pipette les formes positives, et plaçons-les dans une cuvette de verre rectangulaire (servant à développer les clichés photographiques 13×18, par exemple). Disposons cette cuvette sur un papier noir et un peu obliquement par rapport à la fenêtre et à la direction des rayons lumineux.

Au bout d'un temps variable, qui paraît en rapport étroit avec l'intensité lumineuse (d'autant plus court qu'elle est plus forte), on obtient quatre groupes, parfois bien distincts, un dans chacun des angles de la cuvette. Et chacun de ces groupes est franchement caractérisé par une ou plusieurs espèces dominantes. Souvent, si la population est très homogène, ce sont des stades évolutifs qui sont ainsi caractéristiques.

Pour une population normale du mois d'août à Roscoff, formée

surtout d'*Acartia Clausi*, *Centropages hamatus*, *Temora longicornis*, *Isias clavipes*, on trouve dans une telle cuvette, exposée en face d'une fenêtre recevant le soleil tamisé par des rideaux de coton et au bout de 3 à 5 heures, la répartition suivante.

Dans le coin le plus éclairé, *Acartia Clausi* et *Centropages hamatus* adultes ; dans le coin le plus sombre, *Temora longicornis* et *Isias clavipes* à peu près uniquement. Dans les coins intermédiaires, il y a un mélange de ces quatre espèces dont la dominante est fournie par le coin le plus proche. Ce sont, la plupart du temps d'ailleurs, des formes en évolution, non encore adultes.

On a donc là un moyen commode, assez rapide et peu fatigant, de séparer les espèces, de chercher avec chances de succès celles dont on pourrait avoir besoin.

Cette expérience fort simple nous montre donc que les Copépodes pélagiques marins étudiés se conduisent vis-à-vis de la lumière comme les Daphnies, les nauplii de Balanes et les zoés de *Maia*.

Il y a renversement du signe du phototropisme en fonction :

1° De l'intensité lumineuse ;

2° Du temps ;

3° De la température.

J'ai voulu essayer de mesurer ce renversement du phototropisme en rapport avec le temps écoulé, pour une intensité lumineuse assez forte et constante, une température fixe d'environ 19°.

Vers la mi-août, le plankton roscovite, au point de vue des Copépodes, est approximativement constitué de la manière suivante. On trouve environ 30 p. 100 d'*Acartia Clausi*, dont 5 p. 100 de formes immatures, 25 p. 100 de *Centropages hamatus*, dont 4 p. 100 d'immatures, 10 p. 100 de *Temora longicornis*, 5 p. 100 d'*Isias clavipes*, 10 p. 100 de nauplii divers dont les plus abondants appartiennent au genre *Balanus*, 2 p. 100 de zoés presque exclusivement de *Maia* et de Porcellanes, 3 p. 100 de Copépodes côtiers de la famille des Harpacticidés et 15 p. 100 d'espèces diverses de Copépodes représentées par quelques individus de chaque forme.

On peut dire que les espèces dominantes et de beaucoup, sont *Acartia Clausi*, *Centropages hamatus*, *Temora longicornis*, *Isias clavipes*.

Si l'on étudie en fonction du temps la population d'un cristalliseur exposé à la lumière dans les conditions indiquées plus haut, on trouve

parmi les formes positives, les proportions relatives indiquées dans le tableau ci-dessous.

Si l'on examine au contraire les formes négatives, on trouve au bout de trois heures qu'elles sont constituées par 78 p. 100 de *Temora longicornis*, 13 p. 100 d'*Isias clavipes*, 3 p. 100 d'*Acartia Clausi*, 4 p. 100 de nauplii, mais un peu plus évolués que ceux qui sont positifs, 2 p. 100 d'Harpacticidés, 1 p. 100 de formes diverses, pas de *Centropages hamatus* ni de zoés.

Ainsi donc, la lumière permet de séparer d'une manière pratiquement

ESPECES	A la récolte	Après 30 minut.	Après 3 heures	Après 8 heures	Après 12 heures
<i>Acartia Clausi</i> adultes.....	25	42	51	54	68
<i>Acartia Clausi</i> immatures.....	5 } 30	5 } 47	6 } 57	8 } 62	7 } 75
<i>Centropages hamatus</i> adultes.....	21	26	33	25	10
<i>Centropages hamatus</i> immatures.....	4 } 25	3 } 29	5 } 38	5 } 30	11 } 21
<i>Temora longicornis</i>	10	1	0	1	0
<i>Isias clavipes</i>	5	1	1	1	0
Nauplii.....	10	13	3	1	1
Zoés.....	2	3	0	0	1
Harpacticidés.....	3	0	0	3	1
Divers.....	15	6	1	2	1
Totaux.....	100	100	100	100	100

parfaite *Acartia Clausi* et *Centropages hamatus* positifs, de *Temora longicornis* et *Isias clavipes* négatifs.

Les moyennes données ci-dessus ont été établies sur plus de deux mille individus préparés en bloc et soigneusement dénombrés. Or, certaines préparations de formes négatives contenaient sur 115 individus : 85 *Temora*, 19 *Isias*, 5 metanauplii. On voit ainsi la netteté de la séparation réalisée. Celle-ci est obtenue d'autant plus vite et plus belle, que la lumière est plus forte. Si elle est très faible, on n'obtient rien, toutes les formes restent positives. On peut aussi réaliser des intensités moyennes, où la plupart des espèces deviennent oscillantes. Elles sont positives, deviennent négatives, redeviennent positives, etc.

Or, si l'on se rappelle le rapport étroit que nous avons signalé entre l'intensité lumineuse et la vitesse du renversement phototropique, les relations de ce dernier avec le temps et si l'on ajoute l'action de la tem-

pérature, on est amené à penser qu'à la base du phénomène pourrait bien se trouver une ou plusieurs réactions chimiques relativement simples. Et si l'on va plus loin dans le domaine des hypothèses, on songe à une réaction photochimique peut-être assez peu compliquée.

Ce pas a été franchi par divers savants qui se sont occupés du phototropisme, en particulier OSTWALD, LOEB, CZAPECK, etc., comme nous le verrons plus loin.

En lumière verticale assez forte (lampe électrique de 50 bougies à 50 cm. de la surface libre), les Copépodes montrent un phototropisme positif net, qui persiste assez longtemps.

Pour étudier la réaction phototropique proprement dite, je me suis souvent servi de longs tubes de verre de 1 mètre de longueur environ et de 2 cm. de diamètre intérieur. Ils étaient fermés à la lampe à l'une de leurs extrémités et, à l'autre, par un bouchon de liège. On les remplissait d'eau chargée de Copépodes; on bouchait en s'arrangeant pour ne laisser qu'une bulle d'air insignifiante, ne bouleversant pas le liquide aux déplacements du tube. Celui-ci pouvait être placé horizontalement sur une table, mais toujours il reposait sur une bande de papier noir de 20 cm. de large au moins, de manière à empêcher la lumière diffuse du support de pénétrer à l'intérieur et de troubler les réactions.

Dans ces conditions, un tel tube placé normalement à une fenêtre bien éclairée, c'est-à-dire dans le sens des rayons lumineux, voit toute sa population se diriger vers la lumière et s'accumuler à l'extrémité la plus lumineuse, dans le cas du plankton positif. En une demi-heure, le résultat est atteint et pratiquement pour tous les individus. Si on retourne le tube bout pour bout, les animaux se mettent à nager en sens inverse et en 30 minutes, la répartition vis-à-vis de la lumière est redevenue ce qu'elle était auparavant. La présence du bouchon ne semble, dans les conditions de l'expérience, gêner en rien la valeur des résultats.

Les animaux étant rassemblés vers la lumière, glissons sur le tube et sur la région éclairée un cylindre fermé, entrant à frottement doux et

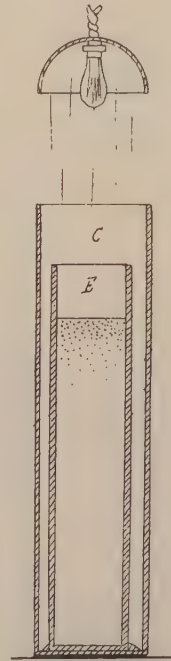


FIG. XVI. Copépodes.
Éclairage par-des-
sus. Phototropisme
positif net.

formé d'un fort papier noir roulé 5 ou 6 fois sur lui-même. Les Copépodes fuient la zone sombre ainsi créée pour se rassembler en moins d'une demi-heure au contact de la région sombre et de la zone éclairée.

Si l'on prend un tube de papier noir ouvert aux deux bouts et si on le place au milieu d'un tube de verre contenant des animaux positifs et que l'on vient de retourner, les Copépodes en se dirigeant vers la



FIG. XVII. Phototropisme positif des *Copépodes*. 1, le tube au remplissage ; 2, le même, une demi-heure après ; 3, le tube, 30 minutes après qu'on l'a tourné de 180° ; L, direction de la lumière.

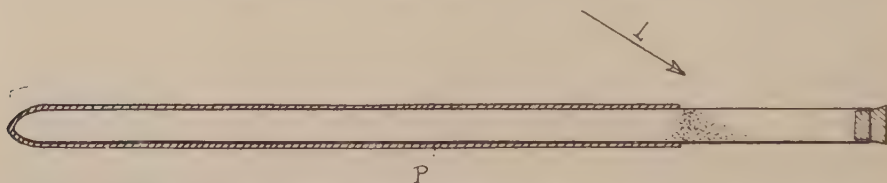


FIG. XVIII. Répartition des *Copépodes* dans un tube à région antérieure obscurcie. P, gaine de papier noir ; L, direction de la lumière.

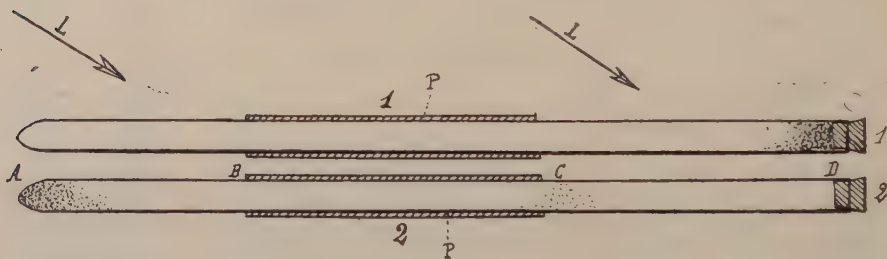


FIG. XIX. Répartition des *Copépodes* positifs dans un tube à région moyenne obscurcie. 1, Début de l'expérience. On vient de retourner le tube ayant sa population accumulée contre le bouchon par l'action de la lumière ; 2, une demi-heure après ; P, cylindre de papier noir ; L, direction de la lumière.

lumière vont rencontrer le tunnel d'ombre ainsi créé. Ils le franchissent pour la plus grande part, même s'il atteint 35 cm. de long, soit plus du tiers de la longueur du tube de verre.

Il se forme toujours un petit amas persistant à l'entrée du tunnel sombre et à l'œil nu, il semble formé d'individus différents de ceux qui l'ont franchi, soit d'une espèce particulière, soit à un autre stade évolutif.

Dans cette expérience, la région antérieure AB éclairée est à peu près égale à la zone obscurcie BC. On peut se demander ce qu'il advient si l'on diminue cette région ; en d'autres termes, si l'on diminue la lumière entrant dans le tube par sa partie antérieure. On reprend donc cette expérience en rapprochant chaque fois le tube de papier noir de la pointe antérieure du tube de verre. La zone AB, primitivement de 25 cm., a été réduite successivement à 10 cm., 5 cm., 1 cm., 0 cm.

La figure xx donne les résultats observés.

On voit aisément que : 1° il passe toujours un grand nombre d'animaux qui atteignent l'extrémité du tube de verre, même quand elle ne

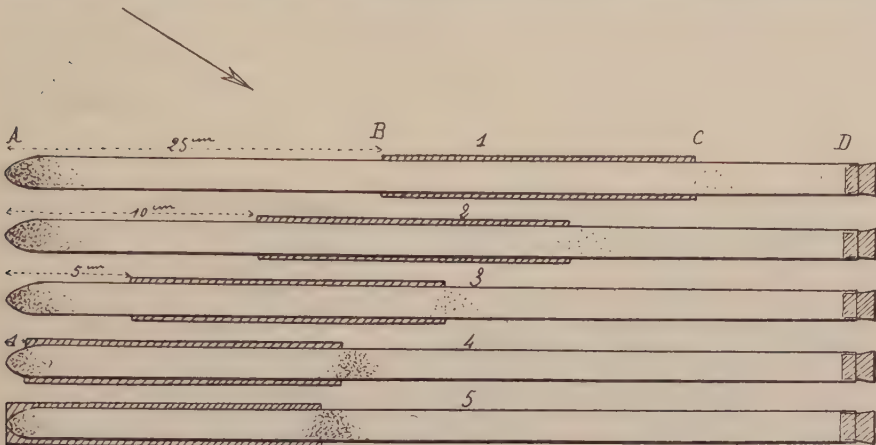


FIG. XX. Diminution progressive du champ lumineux antérieur.

fait qu'effleurer le bord antérieur du cylindre de papier ; 2° qu'il se fait un autre amas à l'entrée du tunnel d'ombre et que cet amas est d'autant plus dense qu'il arrive moins de lumière par la pointe antérieure.

L'examen microscopique des deux amas antérieur et postérieur du tunnel n'a pas pu être fait en raison du dispositif employé, mais à l'œil nu, il semble bien qu'ils n'aient pas la même composition et paraissent formés d'espèces différentes. En particulier, *Eutерpe acutifrons* semble ne pas franchir la région sombre, ce que fait sûrement *Acartia Clausi*. Peut-être y a-t-il là une technique permettant de mesurer les valeurs relatives du phototropisme des divers individus ou espèces et l'intensité de leurs réactions.

Comment faut-il interpréter les résultats de ces expériences ?

Je crois que l'explication est simple.

Dans la région CD, les animaux reçoivent une lumière nettement

orientée. Comme ils sont positifs, ils remontent dans la direction des rayons et atteignent le tunnel d'ombre dans lequel ils pénètrent quelque peu. A ce moment, ils reçoivent de la zone CD de la lumière réfléchie ou réfractée, ou diffractée par le bord du papier. Ils sont alors dans une région d'intensité lumineuse assez forte, mais dont les rayons leur parviennent avec toutes sortes d'incidences, sans direction nettement prédominante. Il en résulte que cette lumière n'aura sur eux aucune action tropique. Les Copépodes se trouvent alors dans les mêmes conditions que dans la nature, la lumière leur vient de partout à la fois sans direction privilégiée et leur tropisme n'apparaît pas. Celui-ci ne peut se manifester que si un champ lumineux nettement orienté, d'intensité suffisante, se trouve réalisé, et vient dominer l'action de la lumière diffuse.

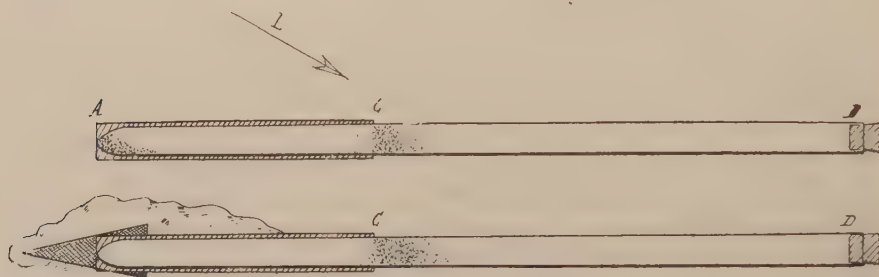


FIG. XXI. Abolition du champ lumineux antérieur. *L*, direction de la lumière.

Or, c'est précisément ce qui se produit pour la lumière pénétrant par la région AB qui est dirigée dans le sens de l'axe du tube. Aussi les Copépodes se trouvent-ils orientés dans ce sens et se dirigent vers la pointe A en traversant le tunnel sombre. En rapprochant celui-ci de l'extrémité antérieure du tube, on diminue progressivement l'intensité du champ directeur. On comprend ainsi qu'on puisse séparer les animaux les uns des autres en fonction de la valeur plus ou moins grande de leur phototropisme, de leur sensibilité spécifique ou individuelle plus ou moins considérable vis-à-vis de la lumière.

On aurait peut-être là un procédé très souple et très délicat permettant de séparer les formes les unes des autres et de mesurer leurs réactions.

Si l'hypothèse formulée ci-dessus est exacte, on doit pouvoir tenter de la vérifier par des expériences simples. Il suffit de détruire l'orientation du champ lumineux antérieur.

Recouvrons l'extrémité A d'un cornet de papier noir et d'un chiffon. On détruit le champ lumineux : c'est alors la portion CD qui travaille

comme source unique. Les animaux se dirigent vers elle et quittent tous la pointe A.

On retombe dans l'expérience de la figure XVIII et on retrouve les mêmes résultats. Mais on peut opérer autrement et faire déborder le cylindre de papier noir en avant de la pointe A. De cette manière, la lumière ne peut plus entrer directement dans le tube de verre. C'est l'ouverture O du cylindre de papier qui va fonctionner comme source lumineuse plus ou moins diffuse qu'on pourra rapprocher à volonté de la pointe antérieure du tube de verre. Une série d'expériences réalisées sur ce principe donne alors les résultats illustrés par la figure ci-contre.

On peut constater que les animaux restent bloqués à l'entrée du tunnel

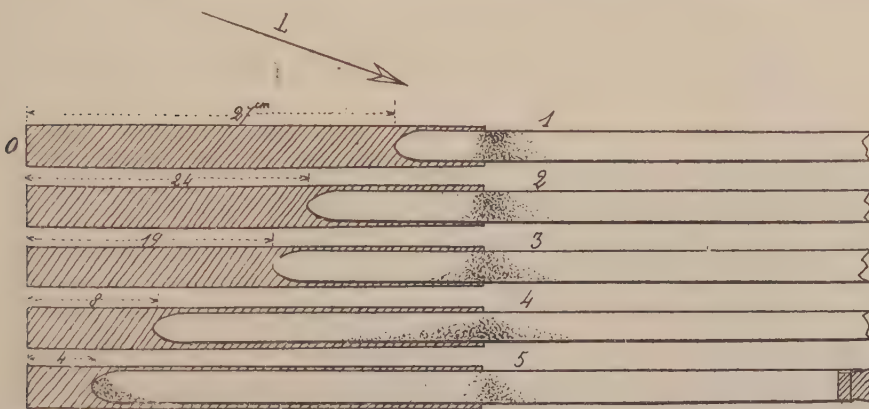


FIG. XXII. Modification progressive du champ lumineux antérieur. L, direction de la lumière.

d'ombre pendant très longtemps, mais que l'amas est d'autant plus aplati et la zone obscure plus envahie que l'ouverture O est plus proche de l'extrémité antérieure du tube de verre ; en d'autres termes, que celui-ci reçoit plus de lumière. Mais les Copépodes répartis ainsi dans une zone d'intensité lumineuse convenable, qui grandit progressivement, ne se montrent pas attirés par la source. Cette attraction n'apparaît qu'entre 4 et 8 cm. A ce moment, les rayons qui pénètrent dans le tube sont nettement orientés et possèdent une intensité suffisante pour déclencher la réaction phototropique qui se manifeste aussitôt. Les Copépodes se trouvent alors répartis en deux groupes, les moins sensibles en C, les plus sensibles en A, et il n'y en a pas entre ces deux amas.

Il faut, en outre, que le champ lumineux orienté atteigne un écart minimum avec la valeur totale de l'énergie diffuse, pour que les phéno-

mènes apparaissent, ou en d'autres termes, que le rapport entre l'énergie orientée et l'énergie diffuse que reçoivent les animaux atteigne une valeur limite pour que les réactions phototropiques se déclanchent. Ce rapport varie d'ailleurs avec l'intensité de la source. Dans les conditions ordinaires de la nature, ce rapport n'est presque jamais atteint aussi bien dans le milieu aérien que dans le milieu aquatique. C'est pourquoi les phénomènes phototropiques ne se voient nettement que dans certaines conditions.

Presque tous les végétaux, un grand nombre d'animaux sont orientés par la lumière, et cependant examinés dans leur milieu habituel, on s'en doute si peu qu'il a fallu attendre la fin du XIX^e siècle pour s'apercevoir de la généralité du phénomène et pour parler du phototropisme animal. Mais dès que l'éclairage atteint une valeur déterminée dans une direction particulière, les réactions apparaissent avec une netteté souvent extraordinaire.

On comprend également que, si l'on veut étudier sans erreur le phototropisme animal en relevant le trajet suivi sous l'action de la lumière, il faut à tout prix opérer dans une chambre totalement obscure, avec un faisceau parfaitement limité, en évitant toute paroi claire. Je crois que le mieux serait d'opérer sur une table couverte de papier noir, avec un faisceau parallèle à la surface, éliminé par une glace à 45° après qu'il a dépassé celle-ci. La sensibilité des animaux, aux intensités faibles surtout, est souvent en effet, insoupçonnable. J'ai retrouvé chez les Copépodes, les faits signalés chez les Daphnies page 440. Ils sont déviés par le visage de l'observateur lorsqu'on s'approche très près pour les examiner dans une lumière très faible.

L'observation suivante est, je pense, justiciable d'une explication du même ordre. A Roscoff, dans la salle des aquariums, sont deux grands bassins rectangulaires profonds d'une trentaine de centimètres, creusés dans le sol et limités par une bordure de granit. On y met parfois des *Maia squinado* chargées d'œufs. Les zoés éclosent et nagent dans l'eau des bassins. Si on les examine, on les voit en surface s'entre-croiser en tous sens. Leur répartition est parfaitement homogène, comme on peut s'en assurer aisément, soit à l'œil nu, soit en faisant au filet fin des pêches grossièrement quantitatives. Or, l'aquarium est éclairé par deux vitrages parallèles au grand axe des bassins et équidistants de leurs bords. Mais, le vitrage sud, ombragé par les plantes du jardin laisse manifestement passer moins de lumière que le vitrage nord tourné vers la mer. Malgré

cet éclairage très dissymétrique, les zoés ne sont pas plus nombreuses sur le côté nord. Or, si on les pêche dans un bocal, immédiatement elles se montrent vigoureusement phototropiques et s'accumulent toutes du côté du vitrage nord, quel que soit l'endroit où l'on place le bocal, Si l'on plonge celui-ci dans le bassin, la réaction disparaît pour revenir dès qu'on le soulève. Je crois qu'il faut interpréter ces faits de la manière suivante : les bassins sont éclairés par de la lumière oblique dont une partie seulement pénètre dans l'eau par réfraction sous un angle donné. Or, le rapport des rayons pénétrant sous cet angle et venant des vitrages nord et sud n'atteint pas une valeur suffisante pour déclencher la réaction tropique. Il en est tout autrement pour le bocal dans l'air, car les rayons pénétrés par la surface sont négligeables par rapport à ceux arrivant

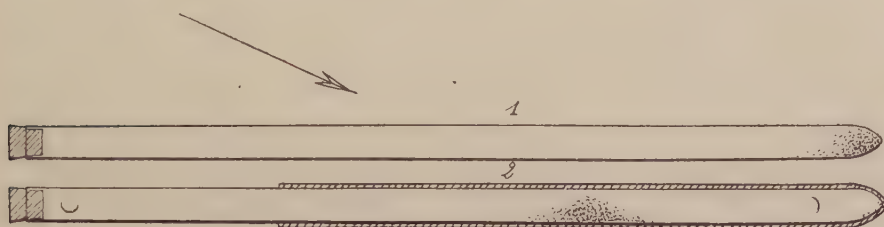


FIG. XXIII. Action de l'obscurité sur les *Copépodes* à phototropisme négatif. P, gaine de papier noir; L, direction de la lumière; 1, Répartition en lumière diffuse forte; 2, Répartition en lumière diffuse forte 30 minutes après la mise en place du manchon noir.

au travers du verre qui gardent entre eux la proportion existant entre la lumière des deux vitrages. L'écart étant très grand, au-dessus de la valeur limite nécessaire, le phototropisme apparaît brutalement.

L'expérimentation sur les formes négatives (*Temora longicornis*, *Isias clavipes*, *Eutерpe acutifrons*) a donné les résultats suivants : si on les place dans notre long tube de verre, elles fuient dans la direction des rayons lumineux et s'accumulent toutes à l'extrémité la moins éclairée. On a la disposition inverse de celle que nous connaissons chez les espèces positives. Mais si l'on glisse sur le tube de verre contenant les animaux négatifs groupés à l'opposé de la lumière, un cylindre fermé de papier noir, ils deviennent *positifs* et se dirigent vers la source. Puis, rapidement ils retournent en arrière et finissent par se localiser dans une zone d'ombre correspondant à une intensité lumineuse donnée. Si le cylindre noir est assez long, jamais on ne les trouve au fond ni à l'entrée, mais dans une région intermédiaire.

Les mêmes faits se remarquent avec une très grande netteté chez un

Copépode benthonique, *Idya furcata* Baird, doué d'un phototropisme négatif puissant.

En somme, tout se passe comme si les animaux tendaient à se placer dans une zone d'intensité lumineuse particulière nettement définie, à laquelle ils seraient spécialement adaptés, pour le moment tout au moins. L'observation montre, en outre, qu'ils n'arrivent à gagner cette région et à s'y maintenir qu'à la suite d'une série d'oscillations de part et d'autre dont l'amplitude s'amortit rapidement.

Cette expérience confirme et complète en quelque sorte ce que nous avons constaté dans l'influence de l'intensité lumineuse, sur le signe de la réaction phototropique. Au-dessous d'une intensité limite inférieure, les animaux sont positifs ; au-dessus d'une intensité limite supérieure ils sont négatifs ; entre ces deux intensités ils sont indifférents. Et il semble bien que leurs réactions vis-à-vis de la lumière tendent à les amener dans cette zone d'indifférence.

La recherche de cette région neutre se ferait alors par un mécanisme tropistique, soit dans le sens positif, soit dans le sens négatif. Nos Copépodes arriveraient ainsi dans une zone présentant l'intensité lumineuse à laquelle ils sont « accordés », selon l'expression de DAVENPORT. Et en dernière analyse, les variations de leur phototropisme ne serait que la traduction motrice des modifications de cet accord, par des facteurs soit internes, soit externes.

Toutes les expériences sur les Copépodes pélagiques de Roscoff exposées ci-dessus ont été répétées sur ceux de la Méditerranée, au laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer, d'une part, à Alger, d'autre part. Bien que les espèces dominantes ne soient pas du tout les mêmes, les faits constatés par l'emploi des mêmes techniques sont tout à fait comparables. Encore que nos expériences sur les formes méditerranéennes soient peu nombreuses, il nous apparaît comme certain que, dans ses grandes lignes leur comportement est exactement du même type.

Il semble bien que les résultats obtenus sur les Copépodes de la Manche, présentent une signification très générale.

Pour mesurer les variations du phototropisme sous l'action des agents physico-chimiques, nous employions le dispositif suivant. Les animaux prélevés à la pipette sont mis dans de petites cuvettes de verre rectangulaires dont une des petites faces est normale aux rayons. Sur le fond, on a tracé des traits équidistants parallèles entre eux et perpendiculaires aux grands côtés. On peut se contenter de placer les cuvettes sur un

papier noir réglé dont les traits vus par transparence, serviront de repères. On n'aura qu'à compter les animaux dans les divers échelons pour évaluer l'intensité de la réaction. Il est même souvent inutile de faire ce compte, le simple examen de la répartition étant suffisant. Mais toujours un vase témoin (ou plusieurs) sera intercalé dans la série.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE. — Pour la plupart des espèces, le phototropisme paraît s'atténuer à mesure que la température s'élève.

Acartia Clausi est une forme positive dont le phototropisme est très

vigoureux et très stable. Il ne disparaît dans l'eau normale, qu'à une température de 28°. A 33° les animaux sont rapidement tués, à 35° ils sont pour ainsi dire foudroyés.

Centropages hamatus présente, en règle générale, des réactions du même ordre que l'espèce précédente. Mais son phototropisme est moins puissant

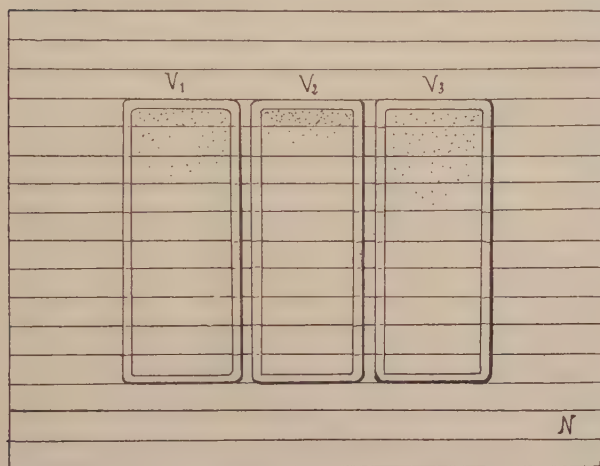


FIG. XXIV. Dispositif expérimental de mesure des variations du phototropisme. V_1 V_2 V_3 , vases en expérience; V_1 , vase témoin; V_2 , animaux sensibilisés; V_3 , animaux désensibilisés; N , papier noir avec ses traits parallèles équidistants.

et moins stable. La stabilité d'ailleurs varie avec le sexe, le mâle étant plus fragile que la femelle.

Cette espèce est positive au-dessous de 25°, pour une intensité lumineuse moyenne, devient de plus en plus indifférente au-dessus et même négative.

Temora longicornis et *Parapontella brevicornis* sont beaucoup moins stables que les formes précédentes. Déjà à 22° elles sont nettement désensibilisées et deviennent rapidement négatives. *Isias clavipes* se comporte à peu près de même.

INFLUENCE DE LA DILUTION. — Tous les Copépodes étudiés sans exception sont très fortement influencés par la dilution de l'eau de mer

dans laquelle ils nagent. Et tous réagissent de la même manière. Ils sont désensibilisés : leur phototropisme positif s'affaiblit et pour une certaine valeur de la dilution se renverse. Cette réaction est absolument générale, et ce ne sont pas les formes les plus stables vis-à-vis de la température et de l'intensité lumineuse qui résistent le mieux. Ainsi, *Acartia Clausi* est facilement réversible, c'est *Centropages hamatus* qui résiste le mieux.

En ajoutant un dixième d'eau distillée à l'eau de mer où vivent des Copépodes, on observe déjà une désensibilisation nette de la plupart des formes, avec un cinquième le renversement est presque toujours obtenu. Pour les espèces moins fortement assujetties à la direction des rayons lumineux qu'*Acartia*, on constate déjà une action nette par l'addition d'un cinquantième d'eau distillée.

Cet effet de la dilution sur le phototropisme des formes positives est absolument général, quel que soit le groupe auquel elles appartiennent. Nous l'avons déjà signalé chez les nauplii de Balanes, nous le retrouverons chez les larves d'Annélides.

INFLUENCE DE SURCONCENTRATION. — On peut réaliser celle-ci, soit par évaporation partielle de l'eau de mer, soit par addition à l'eau normale de substances dissoutes.

D'une manière générale, la surconcentration du milieu renforce le phototropisme positif des formes en expérience. Déjà l'évaporation d'un dixième commence à produire cette action, elle est plus nette si l'on a évaporé un cinquième du volume. Les Copépodes négatifs sont au contraire désensibilisés et meurent très vite dans l'eau réduite aux quatre-cinquièmes de son volume primitif.

Si la surconcentration est le fait de l'addition d'une substance dissoute surajoutée, on observe les mêmes faits, quel que soit le produit ajouté, s'il n'est pas toxique à la dose employée. Je me servais presque toujours de chlorure de sodium à la dose de 2 p. 100, ou de glucose au même taux.

Il est à noter cependant que les Copépodes négatifs sont moins facilement influençables que les espèces positives ; leurs réactions sont moins franches et moins nettes vis-à-vis des variations de concentration du milieu, soit en plus, soit en moins.

INFLUENCE DES AGENTS CHIMIQUES. — a) *Les acides*. — Les acides n'ont paru que modifier fort peu la réaction primitive.

L'acide acétique (CH^3COOH), à dose très faible, paraît désensibiliser légèrement *Temora longicornis*, *Isias clavipes*, fortement négatifs à l'origine. Il semble tendre à renverser la réaction pour une concentration limite très faible (tournesol à peine viré), mais son action est très fugace et il paraît finir par sensibiliser légèrement.

Sur *Centropages hamatus* et sur les zoés de *Maia* qui sont positifs, il agit comme sensibilisateur. A l'état de traces, il peut servir à réaliser une très belle séparation des Harpacticidés (*Eutерpe acutifrons*) qui deviennent négatifs, d'*Acartia* et *Centropages* qui restent positifs.

L'acide chlorhydrique (HCl) n'a pas d'action nette ou sensibilise légèrement.

L'acide sulfurique (SO^4H^2) s'est montré peu efficace sur la réaction et son signe.

L'acide carbonique (CO^2) n'agit pas davantage, ce qui est assez curieux, étant donnée son influence brutale sur les crustacés d'eau douce. Pour étudier l'action de ce gaz, nous avons employé les techniques suivantes qui réussissent très bien avec les Daphnies.

On faisait barboter un courant de gaz carbonique dans un vase contenant la population à étudier et placé à côté d'un vase témoin. On n'a jamais pu voir un effet du courant gazeux, quelle qu'ait été sa durée. Dans d'autres expériences, on fabriquait une eau de Seltz à l'aide de sparklets, mais en prenant de l'eau de mer normale comme liquide. Un jet de cette eau gazeuse dans un vase en expérience ne modifiait en rien la répartition des animaux.

Ces résultats négatifs dans le cas des formes marines sont à retenir. En effet, LOEB a été amené à étudier l'action de certaines substances chimiques sur le phototropisme des animaux, en partant de l'hypothèse suivante :

« S'il est vrai que l'action de la lumière est une action chimique — peut-être une action catalytique — on doit pouvoir modifier les réactions héliotropiques en employant certaines substances chimiques, et, en particulier, certaines des substances qui prennent naissance dans l'organisme. » (*Dynamique des phénomènes de la vie*. — Traduction française, p. 239.)

« Ces expériences montrent que certaines substances qui prennent naissance dans l'organisme, comme CO^2 et d'autres acides, influencent l'intensité et le sens de l'héliotropisme. » (*Ibid.*, p. 241.)

Il est vrai que LOEB lui-même a bien signalé le fait que CO^2 agit sur les *Gammarus* d'eau douce sans influencer les *Gammarus* marins. Mais

il semble bien que par la suite, il ait cru à une action de CO_2 sur le phototropisme animal, beaucoup plus générale qu'elle n'est en réalité.

Ce fut pour moi une très grande surprise de voir que cet effet sensibilisateur de CO_2 auquel les Daphnies m'avaient habitué, ne se manifeste jamais chez les formes marines que j'ai étudiées. Il m'a paru y avoir une opposition formelle à ce point de vue entre les Crustacés d'eau douce, hypersensibles, et les Crustacés marins parfaitement indifférents. Il serait sans doute intéressant de voir le degré de généralité de cette opposition, pour le moment inexplicable.

L'acide butyrique $\frac{\text{N}}{10}$ (6 à 8 gouttes dans 20 cmc. d'eau de mer normale) désensibilise *Centropages*, sans modifier *Acartia Clausi*.

D'une manière générale, nous pouvons dire que les acides étudiés n'ont pas montré d'action bien manifeste sur le phototropisme de nos Copépodes.

b) *Les bases*. — Les alcalis paraissent un peu plus efficaces que les acides, sans avoir cependant une action bien intense.

La soude désensibilise légèrement les formes positives et tend même à les renverser pour une dose un peu plus élevée. Son action désensibilisatrice persiste assez longtemps pour une lumière forte.

La potasse agit à peu près de la même manière. Si les traces de la base sont extrêmement faibles et la lumière peu intense, il y a, au contraire, une sensibilisation légère.

L'ammoniaque s'est toujours montrée très toxique, il faut l'employer à doses infinitésimales. On observe alors toujours une désensibilisation souvent nette, avec tendance au renversement pour les formes positives.

Cette action est très visible non seulement pour les Copépodes mais aussi pour les larves d'annélides à héliotropisme positif puissant.

Jamais je n'ai pu constater d'action antagoniste des acides et des bases sur le phototropisme des animaux en expérience.

c) *Action des ions H^+ et OH^-* . — Dans l'étude de l'action des acides et des bases sur le phototropisme des animaux aquatiques, on est très vite frappé des différences produites par les alcalis et acides divers, à des concentrations identiques. A côté de l'action acide ou base proprement dite se place une action « spécifique » souvent intense qui masque les résultats, les déforme, les rend difficilement comparables et d'interprétation très délicate.

La notion précise du PH des solutions m'a semblé très précieuse et

m'est apparue comme un moyen d'arriver à élucider ce qui, dans les expériences, revenait à la fonction acide d'une part, à l'action de l'anion d'autre part.

Afin de ne pas introduire d'ions nouveaux dans les liqueurs, l'eau de mer a été modifiée par l'addition d'acide chlorhydrique concentré pour la série acide, de soude pour la série alcaline, selon la technique indiquée par F. VLÈS et S. NOUËL.

Le PH des solutions réalisées était déterminé, avec les corrections d'usage, à l'aide d'indicateurs colorés, observés soit par comparaison avec les tubes étalons du procédé SÖRENSEN, soit par la méthode spectrophotométrique. On a ainsi préparé toute une série de solutions de PH progressivement croissant d'une unité environ, dans laquelle s'intercale, à peu près à mi-chemin, l'eau de mer normale. Le PH de celle-ci déterminé par M. VLÈS a oscillé entre 8,04 et 8,14. En définitive, la série suivante s'est trouvée réalisée.

PH 3, 4, 5, 6, 7 (8,04 8,10 8,13 8,14) 8,2 8,6 9 9,1 10 12. Les chiffres inscrits entre parenthèses sont ceux de l'eau de mer du large, puisée à des jours différents, et non modifiée artificiellement.

Les animaux étudiés appartenaient aux espèces suivantes : *Acartia Clausi*, *Centropages hamatus* positives, *Temora longicornis*, *Isias clavipes* négatives.

On opérait dans de petites cuvettes de verre rectangulaires et plates. Elles étaient placées en face d'une fenêtre, une de leurs petites faces normale aux rayons lumineux et elles reposaient sur un papier noir, portant des traits parallèles à un centimètre environ les uns des autres et perpendiculaires aux grands côtés. De cette manière, les traits vus par transparence divisaient le fond de la cuvette en tranches égales et parallèles, dans lesquelles on pouvait rapidement se rendre compte de la densité de la population, d'où un moyen rapide et en pratique suffisant, de se rendre compte de sa répartition.

Chaque cuvette recevait 25 cmc. de liquide de PH connu. Pour y introduire les Copépodes sans pratiquement modifier le titre en ions H, on opérait ainsi qu'il suit : on aspirait dans une pipette de 20 cmc. l'eau d'un cristalliseur où vivait une population dense et triée soit positive, soit négative. Puis, on laissait tomber l'eau chargée d'animaux sur un lambeau de soie à bluter n° 12 ou 14. Les Copépodes restaient sur la soie qui laissait passer l'eau du milieu primitif. On touchait du papier buvard pour enlever la goutte pendante, on retournait la soie et on

touchait la solution à expérimenter avec l'amas globulaire des Copépodes mis à sec. De cette manière, on n'introduisait certainement pas plus d'une goutte d'eau dans les 25 cmc. de liqueur de PH connu. On admettait n'en avoir pas sensiblement modifié le titre.

On s'était assuré par des expériences préalables que la filtration ne modifiait pas les réactions normales des Copépodes. D'ailleurs, dans les vases témoins intercalés dans les séries expérimentales ils subissaient le même traitement.

On préparait toute une série de cuvettes placées côte à côte, et ayant reçu chacune sa population et sa solution de PH spécial. A part ce dernier facteur, toutes les cuvettes se trouvaient dans des conditions physiques identiques, en particulier thermiques et lumineuses. Il n'y avait plus alors qu'à observer les phénomènes et les suivre dans le temps.

Voici les faits tels qu'ils ont été observés aussi bien dans l'été de 1922 que dans celui de 1923 (en juillet, août et septembre).

PH3 tue les animaux presque instantanément. PH4 arrive au même résultat en quelques minutes. Ces deux solutions ont été éliminées.

PH5 désensibilise nettement par rapport au témoin : pour PH6 il y a une sensibilisation manifeste : celle-ci est forte pour PH7.

On dit qu'il y a sensibilisation quand les animaux sont plus positifs que dans le vase témoin, plus serrés sur le bord éclairé.

De PH 8,04 à PH 8,2 la répartition est identique à celle des témoins (PH 8,13 dans la plupart des expériences). A partir de PH 8,6 la désensibilisation commence, s'accroît pour PH 9, elle est très forte à PH 12 où les Copépodes paraissent indifférents.

Il est à noter que déjà pour PH 9, un précipité commence à apparaître : c'est la magnésie qui est déplacée jusque vers PH 10, puis la chaux précipite seule de PH 10 à PH 11,5 environ. A partir de ce point, il n'y a plus d'alcalino-terreux dans les solutions.

Il en résulte que dès l'apparition des précipités, la soude ajoutée, d'une part, augmente la teneur en ions oxhydriles et d'autre part produit dans la composition chimique du milieu un trouble de plus en plus profond. Il y a en même temps, modification certaine dans l'équilibre des ions restant et la conclusion qu'il faut en tirer, c'est qu'on ne sait plus exactement quelles perturbations physico-chimiques on a produites dans la liqueur.

On pourrait alors se demander si l'effet que l'on observe sur la réaction phototropique a pour cause la teneur en ions OH^- , ou bien s'il est dû

à la variation chimique du milieu, à l'élimination des bases alcalino-terreuses en particulier.

Or, nous verrons que dans l'eau de mer privée totalement de calcium par un oxalate, il y a désensibilisation des Copépodes positifs, suivie bientôt de mouvements convulsifs, de nage tourbillonnaire et de mort rapide.

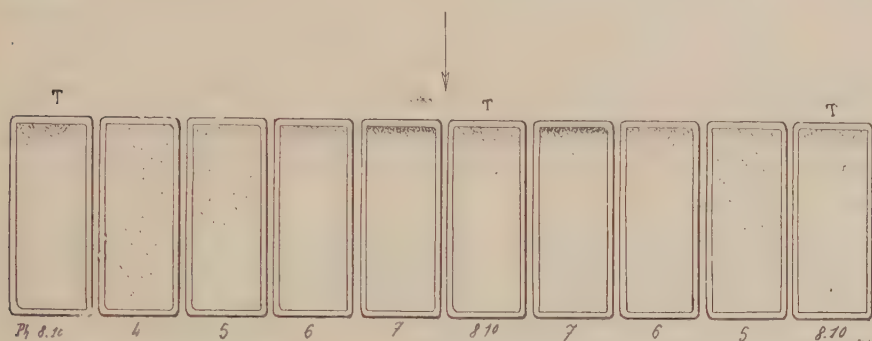


FIG. XXV. [Action du] Ph. extérieur sur le phototropisme des *Copépodes* pélagiques marins. Série acide.

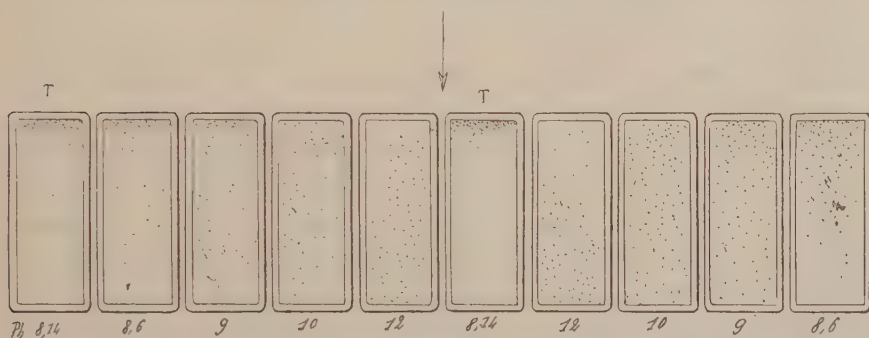


FIG. XXVI. Action du Ph. extérieur sur le phototropisme des *Copépodes* pélagiques marins. Série alcaline.

La désensibilisation lente à mesure que le PH s'élève semble confirmer l'hypothèse de l'effet sensibilisateur des ions Mg et Ca. Comme en outre dans ces conditions, ni les convulsions, ni la mort ne se produisent ; il est probable qu'elles sont dues non à l'absence des alcalino-terreux, mais à la présence d'acide oxalique fonctionnant comme poison convulsivant. On pourra sans doute vérifier cette supposition à l'aide de PH acides réalisés en se servant de l'acide oxalique, mélangé ou non à l'acide chlorhydrique.

Quoiqu'il en soit, les PH très alcalins 10 et 12 ne sont pas toxiques. Les animaux y gardent plus de trois heures la répartition signalée et décrite. Mais au bout de quinze à dix-huit heures, on constate qu'elle

s'est profondément modifiée. Les Copépodes ont pris une répartition identique à celle du témoin ; ils sont bien vivants et redevenus franchement positifs. Mais on peut aussi constater que le PH de leur solution a fortement baissé. Il se trouve maintenant aux environs de 8, correspondant à l'eau de mer normale. Cela est dû, d'une part, à l'absorption de l'acide carbonique atmosphérique, d'autre part et surtout, à la fixation de cet acide produit par la respiration des animaux. Ceux-ci ont ainsi corrigé automatiquement le milieu où on les a placés et repris leurs réactions normales. Nous sommes donc amenés à penser que la désensibilisation vigoureuse produite par les PH élevés est due surtout à l'alcalinité du milieu et pour une bien moindre part à la précipitation des alcalino-terreux.

On peut aussi se demander si la résistance des Copépodes aux PH élevés n'est pas en somme plus apparente que réelle, et si elle ne serait pas due à une correction rapide du milieu à la suite des échanges respiratoires. Il pourrait être intéressant de voir si la respiration ne serait pas fortement activée par l'alcalinité prononcée du milieu, qui déclencherait ainsi automatiquement une « réaction de défense » efficace. L'emploi des techniques précises actuelles de mesure de la respiration des êtres aquatiques permettra sans doute d'élucider cette question.

Tous les faits signalés jusqu'ici concernent le plankton positif, formé presque exclusivement par *Acartia Clausi* et *Centropages hamatus*.

En ce qui concerne le plankton négatif, constitué surtout par *Temora longicornis* et *Isias clavipes*, les faits observés sont du même ordre.

PH 3 et PH 4 tuent instantanément ou en quelques minutes.

PH 5 désensibilise fortement ; PH 6 nettement, mais beaucoup moins.

PH 7 sensibilise ; PH 9-10-12 désensibilisent d'autant plus que le titre s'élève. A noter toutefois l'existence d'un maximum secondaire qui s'est montré dans nos expériences aux alentours de PH 8,6. Malheureusement les formes négatives sont toujours beaucoup moins abondantes que les espèces positives et l'on n'a pu faire sur elles qu'un trop petit nombre d'expériences.

J'ai essayé de coordonner dans un graphique les résultats obtenus dans mes recherches et de traduire par des courbes les phénomènes observés.

Pour cela, on porte en abscisses la valeur des PH : en ordonnées l'intensité des réactions phototropiques. Comme unité de celles-ci, on prend arbitrairement celle que l'on observe dans l'eau de mer normale

de PH égal à 8,1 environ. Le tableau est divisé en deux parties : la supérieure réservée aux espèces positives, l'inférieure aux espèces négatives. On aboutit alors aux courbes ci-dessous.

On voit nettement que pour les deux planktons, positif et négatif,

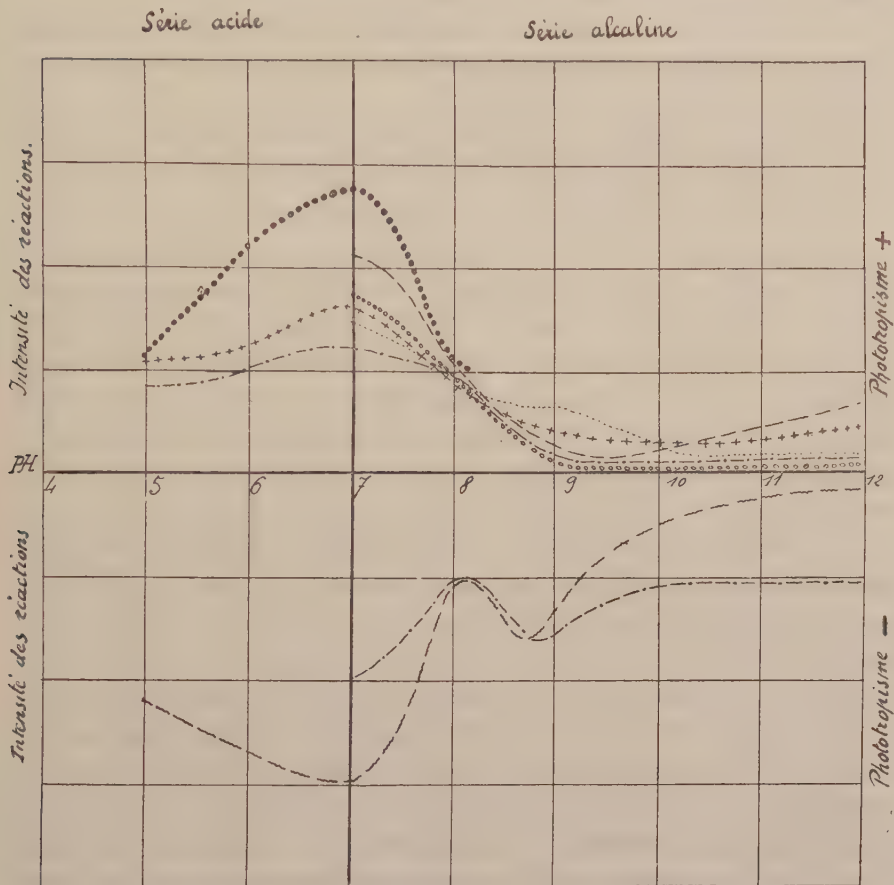


FIG. XXVII. Courbes des variations du phototropisme + et -, en fonction du Ph. extérieur.
.....Expériences du 11 août 1922.

Acartia Clausi et *Centropages hamatus*.

-----Exp. du 26 août 1922.

Centropages hamatus seul.

ooooExp. du 17 août 1922

+++++ - - - -

..... - 23 -

..... - - - -

..... - - - -

~~~~~ - - - -

} *Acartia clausi* et *Centropages hamatus* mélangés.

*Temora longicornis* et *Isias clavipes*.

*Temora* et *Isias*.

la réaction maximum se trouve à la neutralité. Les ions H comme les ions OH désensibilisent et atténuent la réaction phototropique. La

décroissance est plus rapide pour les ions OH, pratiquement à son maximum pour PH 9,5 dans le cas du plankton positif, et se maintient pour les PH plus élevés qui ne sont pas toxiques.

Dans le sens acide, la désensibilisation est un peu plus lente, mais à partir de PH 5, les ions H sont rapidement mortels.

Pour le plankton négatif, les phénomènes sont du même ordre, mais moins marqués dans la série alcaline. En outre, il semble y avoir un maximum secondaire vers PH 8,6.

Dans aucun cas, on n'a pu arriver jusqu'au renversement du signe de la réaction phototropique pour les espèces étudiées.

En résumé, il semble résulter de ces recherches que pour nos Copépodes adultes, les variations faibles du PH de l'eau dans laquelle ils vivent, n'ont sur leur phototropisme qu'une action extrêmement faible, pratiquement négligeable. Les fluctuations naturelles de ce PH, toujours peu importantes dans les conditions ordinaires ne doivent avoir aucun effet sur leurs réactions phototropiques. Mais, pour des variations artificielles fortes, on peut constater une influence nette. Le maximum de sensibilité à la lumière paraît se trouver très nettement au voisinage de la neutralité.

A partir de ce point, toute variation, aussi bien dans le sens acide que dans le sens alcalin, amène une désensibilisation d'autant plus grande que la teneur en ions H ou OH est plus considérable. Mais, pour les premiers, on arrive vite à la dose mortelle, pour les seconds, au contraire, les animaux résistent beaucoup mieux, au moins en apparence.

d) *Action des sels.* — D'une manière générale, les sels essayés se sont montrés sans action bien nette sur la réaction phototropique de nos Copépodes. Nous en avons expérimenté un assez grand nombre, sulfates, nitrates alcalins, chlorures, etc., sans résultats bien nets et bien constants. Seuls peut-être les effets des chlorures de potassium et de sodium, méritent d'être signalés. En effet, ils ont paru avoir une action antagoniste, le premier très toxique, désensibilisant les formes positives, le second les sensibilisant.

L'eau de mer privée de sulfates par un sel de baryum se comporte comme l'eau normale. Les animaux y vivent très bien et présentent les mêmes réactions que dans leur milieu habituel. L'ion  $\text{SO}^4$  ne paraît pas indispensable à leur vie, au moins pendant deux ou trois jours.

Par contre, dans l'eau de mer privée de calcium par un oxalate, il y a d'abord désensibilisation manifeste des formes positives. Puis,

les Crustacés présentent des mouvements convulsifs intenses, tourbillonnent sur eux-mêmes et meurent très vite. Si on les reporte avant la mort, tout au début des premiers accès, dans l'eau de mer ordinaire, ils reprennent leur vie et leurs réactions habituelles. Le résultat est le même si l'on ajoute un peu de chlorure de calcium à l'eau de mer oxalatée au début de l'apparition des contractions. Nous avons vu à propos de l'action du PH extérieur sur le phototropisme des Copépodes qu'il fallait probablement rapporter les convulsions observées, non pas à l'absence de l'ion Ca, mais plutôt à la présence de l'acide oxalique dans la liqueur. En effet, la précipitation totale du calcium par la soude ne les produit pas et n'est nullement incompatible avec la vie des Crustacés. Il est, en effet, très difficile de ne pas introduire dans l'eau un excès d'oxalate et l'on comprend que l'addition de chlorure de calcium, en précipitant cet excès, guérisse les Copépodes de leur intoxication oxalique.

e) *Action des oxydants.* — Dans les discussions qui se sont engagées sur le phototropisme, on a souvent fait intervenir des oxydations et des réductions pour en expliquer les variations plus ou moins périodiques ; et aussi le changement de signe de la réaction avec le temps et l'âge des animaux. D'où l'idée de rechercher l'influence des oxydants et des réducteurs sur le phototropisme des populations en expérience.

On pouvait espérer qu'en les forçant à vivre dans des milieux oxydants et réducteurs, on pourrait faire des observations intéressantes et voir des comportements différents. Ainsi serait-il possible de contrôler expérimentalement quelle part de créance il faut attribuer aux diverses théories et voir si elles reposent sur une base vraiment sérieuse.

Malheureusement, les oxydants et les réducteurs susceptibles d'être employés sont très peu nombreux. La plupart sont extrêmement toxiques, souvent insolubles, inutilisables dans les conditions où l'on opère. De plus, ils peuvent avoir une action spécifique particulière très différente de leur fonction oxydante et la masquant. De telle sorte que, dans les résultats obtenus, il sera toujours très difficile de savoir ce qu'il faut rapporter à la fonction d'oxydation, d'une part, à l'action spécifique, d'autre part. A moins que toutes les substances de même capacité chimique n'agissent dans le même sens.

Comme oxydants, j'ai été amené à utiliser l'acide chromique, l'eau oxygénée, le permanganate de potasse acide ou alcalin ou même neutre, le bichromate de potasse.

L'acide chromique, le bichromate de potasse en milieu acide n'ont

montré qu'une action insignifiante. Peut-être sont-ils de légers sensibilisateurs pour les formes positives, mais ils sont toujours très vénéneux et il faut les employer à dose très faible.

L'eau oxygénée a une action fort variable, selon les doses, son âge son acidité, etc., et, comme ce produit n'est jamais pur, on ignore si l'action produite dépend de son oxygène ou de ses impuretés. Le permanganate de potasse donne au contraire des réactions intéressantes.

Sur *Acartia Clausi*, il renforce vigoureusement le phototropisme positif de cette espèce. Son effet est un peu comparable à celle de  $\text{CO}_2$  sur les crustacés d'eau douce. Il n'agit guère sur les zoés de *Porcellanes*, paraît désensibiliser *Centropages hamatus* femelle, renverse *Centropages hamatus* mâle, ce qui permet de séparer en partie et assez nettement les deux sexes. Mais son action la plus manifeste s'exerce sur *Euterpe acutifrons* positive. Elle devient instantanément vigoureusement négative et fuit en ligne droite dans la direction des rayons lumineux.

On peut, avec le permanganate, réaliser une expérience très belle et très frappante. Dans une petite cuvette rectangulaire, on place du plankton frais et bien vivant. On l'expose à la lumière diffuse forte, à côté d'un vase témoin identique. On constate dans les deux récipients exactement la même répartition. Toutes les formes se tournent vers la lumière, si l'on n'a prélevé que du plankton positif. Ce sont pour le mois d'août à Roscoff : *Acartia Clausi* prédominant, *Centropages hamatus* abondant, *Isias clavipes*, *Temora longicornis*, rares, des nauplii et meta-nauplii de *Balanes*, des zoés de *Maia* et de *Porcellanes*, des individus immatures et à tous les stades des Copépodes précédents, enfin une assez grande quantité d'*Euterpe acutifrons*.

Si l'on agite l'eau d'un des vases avec une baguette de verre trempée dans une solution de permanganate de potasse, on voit, même avant que l'eau n'ait retrouvé le repos, tous les *Euterpe* fuir en ligne droite dans la direction des rayons lumineux pour se porter vers le côté le moins éclairé du vase et tous se localisent au fond du récipient. La réaction est d'une violence et d'une netteté admirables et la séparation des formes est rigoureuse, au moins dans les premiers moments. L'expérience réussit à tout coup.

Au bout de quelques minutes, la population de la cuvette est répartie en deux groupes, l'un positif, l'autre négatif. Le premier comprend toutes les *Acartia* vigoureusement sensibilisées, *Centropages hamatus* femelle, les zoés et nauplii. Le second est formé par tous les *Euterpe*,

*Centropages hamatus* mâle et une partie des Copépodes immatures. La réaction est totale pour *Acartia* adulte et pour *Euterpe*. Pour les deux sexes de *Centropages*, elle n'est que partielle ; il y a seulement dans chaque groupe, prédominance très forte d'un sexe sur l'autre.

Mais si l'on attend un quart d'heure au moins, la répartition se modifie. Les *Euterpe* qui, au début, étaient devenus si violemment négatifs et profonds, redeviennent peu à peu positifs et superficiels pour se maintenir très longtemps dans cet état. Il y a donc deux phases successives : l'une brutale et rapide, mais fugace, rend *Euterpe* de positif à l'origine violemment négatif et profond ; l'autre plus tardive mais durable, la remet fortement positive et superficielle.

Cette réaction si spéciale d'*Euterpe* vis-à-vis du permanganate a été retrouvée sur cette espèce de la Méditerranée à Banyuls et à Alger. Elle ne dépend donc pas de la localité, mais semble bien être spécifique.

Nous voyons donc que le permanganate, parmi tous les oxydants étudiés, a une action très spéciale. Dépend-elle de la facilité avec laquelle il cède son oxygène ? Et si les autres substances essayées se sont montrées inactives, ne serait-ce pas parce qu'elles sont trop stables dans les conditions des expériences ?

Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de cette interprétation.

f) *Action des réducteurs*. — Comme réducteurs, nous avons essayé le sulfure d'ammonium, le sulfate ferreux, l'aldéhyde formique. Ils sont tous extrêmement toxiques, mais on peut toujours les diluer jusqu'à ce qu'ils soient supportés par les animaux, pendant un temps suffisant pour qu'on puisse voir s'ils ont une influence.

Les deux premiers n'ont pas manifesté d'action bien caractéristique. Tout ce qu'on peut dire, c'est qu'ils ne modifient la réaction que d'une manière assez faible et assez variable. Le plus souvent, ils se sont comportés comme de légers sensibilisateurs.

Le formol, au contraire, est beaucoup plus intéressant, à cause de l'effet qu'il produit sur *Euterpe acutifrons*. Si l'on ajoute une trace infime d'aldéhyde formique dans un vase où vit une population positive, on voit instantanément toutes les *Euterpe* du récipient devenir vigoureusement négatives, exactement comme avec le permanganate. La réaction est du même ordre, presque superposable. Mais, comme le formol tue rapidement les animaux à la dose active, on ne peut pas suivre la réaction dans le temps et il est impossible de dire si l'analogie se poursuit.

En tous cas, les faits observés montrent combien il faut être prudent

dans l'interprétation de l'effet d'une substance chimique sur le phototropisme des animaux. Rien ne nous autorise à dire, par exemple, que le permanganate agit par son oxygène. Il paraît, au contraire, plus logique d'admettre que son action est d'un autre ordre, puisqu'il est le seul oxydant doué de l'influence que nous avons signalée, et que, d'autre part, un réducteur de la puissance du formol, puisse lui être comparé.

Aucune hypothèse ne cadre avec les faits, et au point de vue scientifique pur nous ne pouvons qu'avouer notre ignorance et nous contenter de recueillir des résultats.

g) *Action des sucres.* — On a essayé systématiquement, l'action de divers sucres sur le phototropisme des Copépodes, à cause de l'importance de ces substances dans le métabolisme nutritif des animaux.

Le sucre de canne sensibilise *Temora* et *Isias* qui deviennent plus négatifs, il semble aussi que la vivacité des mouvements natatoires soit exagérée par la présence de ce sucre. Sur les formes positives, le saccharose et le glucose paraissent sensibiliser au début, plus nettement à la longue et empêcher le renversement de la réaction en fonction du temps. Cet effet n'est pas rigoureusement constant, il y a parfois, mais assez rarement désensibilisation.

Le glucose agissant sur un mélange de Copépodes et de larves d'Annélides positifs, produit une belle séparation. Les Copépodes sont peu modifiés et restent positifs ; les larves annéliennes deviennent toujours négatives.

D'une manière assez générale, le glucose, le saccharose et le lactose, à l'état de traces, paraissent sensibiliser *Acartia*, désensibiliser les autres formes ; mais la réaction obtenue est variable, surtout en fonction de l'intensité lumineuse à laquelle les animaux sont soumis. La concentration a également une assez forte influence, les résultats observés étant souvent inverses pour les solutions où les sucres sont à l'état de traces ou en forte proportion.

h) *Action de substances chimiques diverses.* — La glycérine, à la dose de 3 à 7 gouttes pour 50 cmc. d'eau de mer, sépare avec beaucoup de netteté les larves d'Annélides et *Acartia* adulte, qui sont positives, de *Isias* et *Euterpe* qui deviennent franchement négatifs. Pour ces dernières formes, qui sont facilement réversibles, la réaction est déjà amorcée par une goutte de glycérine dans 50 cmc. d'eau. A cette dose, les larves annéliennes deviennent négatives, tandis qu'à partir de 3 gouttes leur tropisme positif se renforce. Il y a donc pour ces larves une action très

variable suivant la concentration du réactif. Pour *Acartia* adulte, la glycérine ne modifie pas la réaction, quelle que soit la concentration employée. Pour *Acartia* jeune, *Isias* femelle, *Eutерpe*, à partir de 3 gouttes par 50 cmc., le signe du phototropisme se renverse.

L'alcool désensibilise *Isias* et *Centropages* au début de son action, à la longue, cet effet s'atténue et disparaît. Il sensibilise légèrement *Acartia* adulte, mais son action paraît assez variable, et en somme assez peu nette. Si la dose ne dépasse pas une goutte pour 20 cmc. d'eau, il semble y avoir une faible sensibilisation. L'urée se montre toujours très toxique. C'est, au début, un désensibilisateur net d'*Acartia*, *Isias* et *Centropages*.

L'acide pierique (1-2 gouttes pour 20 cmc. d'eau) est un léger désensibilisateur des formes positives. Il en est de même pour le cyanure de potassium (traces), le chlorure et le nitrate de manganèse (1-2 gouttes), ainsi que pour l'acétone (3 gouttes).

i) *Action des anesthésiques.* — L'éther, le chloroforme, à la dose d'une goutte pour 20 cmc. d'eau de mer, désensibilisent *Acartia Clausi* ; le chloral est beaucoup plus énergique, il arrive à renverser le sens de la réaction.

j) *Action des alcaloïdes.* — La digitaline en solution aqueuse, et à la dose d'une goutte pour 20 cmc., est très toxique. Au bout de cinq minutes environ, les Copépodes présentent des mouvements convulsifs, une nage tourbillonnaire avec frémissements suivis d'une mort rapide.

La narcotine à la dose de 2 gouttes est un désensibilisateur très net d'*Acartia*, qui même peut être rendue négative en un quart d'heure environ.

La cocaïne paralyse rapidement les animaux et ne donne pas de réaction particulièrement intéressante.

En résumé, il résulte de nos expériences que, dans l'action des substances chimiques sur le phototropisme, on pouvait constater les faits suivants.

Certaines substances sont pratiquement inactives à toutes les doses employées. D'autres plus nombreuses, se comportent de la façon suivante. Au-dessous d'une concentration seuil, le plus souvent très faible, il n'y a pas de modification de la réaction tropique observée sur les témoins. A partir du seuil et pour des concentrations croissantes jusqu'à un optimum, la modification apparaît. Elle est d'ailleurs variable suivant les espèces étudiées : c'est tantôt une sensibilisation, tantôt une désensibi-

lisation. Celle-ci peut aller parfois, mais assez rarement, jusqu'au renversement. Puis, si la concentration continue à croître, la réaction s'atténue et peut s'annuler, parfois se renverser de nouveau jusqu'à ce qu'on atteigne la dose toxique rapidement mortelle. Mais alors, on ne sait plus, très souvent, si l'on a affaire à une action spécifique ou à une action physique (osmotique) superposée.

D'autres substances, au contraire, mais infiniment plus rares, ont d'emblée un effet intense sur la réaction tropique, qu'elles modifient profondément, même à l'état de traces très faibles. C'est le cas de  $\text{CO}_2$  pour les crustacés d'eau douce, du permanganate de potasse, du formol qui, sur des espèces bien déterminées, ont une action caractéristique, tandis que d'autres espèces ne sont pas modifiées. L'effet spécial de ces substances particulières ne peut pas être prévu à l'avance. Il ne dépend nullement de leur fonction chimique, ni de leur structure moléculaire. Il n'y a non plus aucun rapport entre leur action et la possibilité de leur présence normale dans l'organisme. Il semble impossible d'admettre que du formol ou du permanganate se produisent chez certaines espèces et non chez d'autres très voisines. De même si l'acide carbonique agit si puissamment chez les crustacés d'eau douce, ce n'est sans doute pas parce qu'il prend naissance dans le corps à la suite des échanges respiratoires, car on ne comprendrait pas pourquoi il est sans action sur les formes marines qui respirent de la même façon. C'est pourquoi je penche à croire que l'hypothèse de LOEB signalée plus haut (page 467) n'est pas vérifiée par le cas de  $\text{CO}_2$ , comme il l'a dit à plusieurs reprises. En réalité, nous ignorons absolument pourquoi les substances très efficaces agissent et quel est le mécanisme de leur action. Notre ignorance est totale à ce sujet, toute hypothèse paraît prématurée pour le moment. Tout au plus pourrait-on parler d'action « spécifique », si ce terme n'avait le grave inconvénient d'être rapidement considéré comme doué d'une valeur explicative et d'empêcher toute recherche.

Pour moi, je crois à une simple coïncidence entre la présence de  $\text{CO}_2$  dans l'organisme, comme produit du métabolisme et son action sur le phototropisme des crustacés d'eau douce.

Jamais, pour les formes étudiées, je n'ai constaté d'action antagoniste des ions H et OH. Tout ce que j'ai pu voir, c'est que les bases ont une tendance assez visible à sensibiliser les animaux à l'effet des acides qu'on leur applique ensuite. C'est net en particulier pour l'acide chlorhydrique succédant à l'ammoniaque. Il paraît beaucoup plus efficace

sur *Centropages*, *Acartia*, *Euterpe* que lorsqu'il est employé seul. Il arrive même à renverser cette dernière forme.

De même, l'effet opposé des réducteurs et des oxydants ne m'a jamais paru bien net.

Les diverses espèces ont chacune leur sensibilité propre vis-à-vis de telle ou telle substance, sans qu'on puisse constater une action vraiment générale.

#### B. — SENSIBILITÉ LUMINEUSE DIFFÉRENTIELLE

Elle est nette chez les Copépodes marins, mais beaucoup moins prononcée que chez les Daphnies et se prête difficilement aux mesures. Pour que les réactions soient bien visibles, il faut attendre dans un éclairage constant, au moins une heure, afin que les animaux soient bien adaptés à l'intensité lumineuse choisie. Si on la fait varier lentement, les crustacés ne réagissent pas.

Si la variation est brusque, quel que soit son signe, il y a chute. Des Copépodes sont placés dans un bocal à une lumière très atténuée. Ils prennent une répartition fixe, sont assez condensés à la surface. Si on allume brusquement une lampe électrique, ils tombent inertes pendant quelques centimètres, puis remontent activement sous l'influence de leur phototropisme positif et prennent une répartition plus superficielle. A l'extinction de la lampe, il y a encore chute, mais moins accentuée.

Nous avons appliqué à l'étude de la sensibilité lumineuse différentielle des Copépodes les mêmes techniques que pour celle des Daphnies, elles sont décrites page 440 et suivantes, nous n'y reviendrons pas. Mais la faiblesse des réactions n'a pas permis de mesures précises. En gros les phénomènes observés sont tout à fait du même type.

Si l'on place les Copépodes dans un champ lumineux hétérogène, ils présentent toujours une réaction manifeste au passage des zones claires dans les régions sombres et vice versa, pourvu que la différence de leurs éclaircissements atteigne une valeur minimum d'ailleurs assez forte.

#### C. ACTION DE LA LUMIÈRE SUR LE NIVEAU DE FLOTTAISON

Toutes les expériences relatées jusqu'ici, ont été faites dans des tubes horizontaux ou des cuvettes plates ; elles portaient surtout sur l'étude de l'orientation par la lumière, du phototropisme et de ses varia-

tions. J'ai voulu, en dehors de toute action directrice, voir l'influence de l'énergie lumineuse sur le niveau de flottaison.

Dans toutes les observations précédentes, les animaux ne disposaient dans le sens vertical que d'une très faible hauteur de liquide, quelques centimètres. Mais on peut prendre des vases beaucoup plus hauts, de telle manière qu'en dehors des mouvements horizontaux réglés par la lumière seule, puissent aussi se produire des variations verticales. Dans ce cas, on observe dans des formes nettement positives, un triage en hauteur parfaitement ébauché.

Tout à fait en surface, on trouve *Acartia Clausi* en grande abondance et aussi des larves nombreuses : nauplii, zoés. Au fond, s'accumulent des espèces différentes *Centropages*, *Isias*, *Temora*, *Parapontella*, etc.

Or, il est à noter que les intensités lumineuses sont les mêmes dans les diverses régions, si l'on évite, bien entendu, et par des écrans appropriés, la lumière diffuse qui vient des parois de la salle et les rayons réfractés qui pourraient pénétrer par la surface du liquide.

Il semblerait donc, qu'avant tout renversement tropique, une intensité lumineuse un peu forte fasse d'abord enfoncer les animaux.

Nous voyons que la lumière paraît avoir deux actions nettement distinctes : l'une purement directrice et d'orientation, c'est un tropisme au sens de LOEB ; l'autre régit en partie la distribution verticale en faisant élever ou enfoncer les animaux. On peut aisément les séparer l'une de l'autre. Pour des intensités faibles, les animaux s'élèvent ; pour des intensités fortes ; ils s'enfoncent plus ou moins, suivant les espèces.

Nous pouvons aussi utiliser les grands tubes de verre qui nous ont servi dans l'étude du phototropisme. Mais nous les placerons verticalement, dans un support, parallèlement à la fenêtre. Un tube ainsi orienté montre au bout de 30 minutes, sa population répartie de la manière suivante : la plupart des animaux sont tombés au fond en un amas très dense et très compact, leurs mouvements sont faibles, car ils sont tellement entassés qu'ils se compriment mutuellement, seuls ceux de la couche supérieure sont très

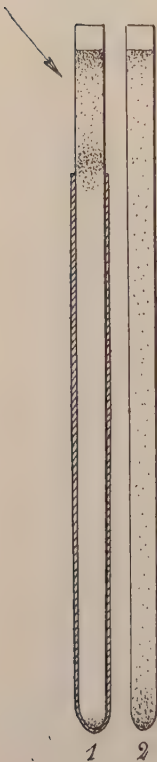


FIG. XXVIII. Action de la lumière sur la répartition verticale des *Copépodes*. 2, le tube au remplissage ; 1, le tube au bout de 30'.

actifs. Un autre groupe, moins abondant et beaucoup plus lâche, se voit au sommet du tube, au voisinage de la surface libre. Enfin, des individus peu nombreux sont disséminés un peu partout entre les deux amas.

Si l'on glisse un cylindre de papier noir, entrant à frottement doux et fermé en bas, sur le tube de verre, de manière à couvrir les  $\frac{5}{6}$  de sa longueur à partir de l'extrémité inférieure, on n'observe qu'un changement insignifiant en 45 minutes, sauf une vive agitation des couches superficielles de l'amas inférieur à l'enlèvement brusque du papier noir. Mais si l'on attend deux heures et demie, on peut constater que la majeure partie du groupe inférieur a remonté jusqu'à l'orifice du papier où s'est formé un amas très riche. Si la population originelle n'était pas trop dense, il ne reste rien à l'extrémité inférieure, les animaux n'étant pas assez serrés pour se tuer par leur entassement. Le phénomène est encore beaucoup plus net, si l'on glisse le cylindre de papier dès le remplissage du tube, sans attendre l'écrasement sur le fond.

Je me suis demandé aussi, si des lumières colorées ont une action sur la répartition verticale, et si les animaux se groupent de manière spéciale suivant la nature des radiations qu'ils reçoivent.

Pour étudier ce problème, j'ai employé le tube à manchons extérieurs qui m'a servi dans mes recherches sur les sensibilités différentielles. (Voir page 446.)

Dans chacun des deux manchons, on peut verser un liquide coloré quelconque et, si l'on veut, plonger l'extrémité inférieure du tube central dans l'axe d'une éprouvette pleine d'une solution colorée.

Comme liqueurs colorées, j'ai employé à diverses concentrations : le bleu de méthylène, le carmin, l'acide picrique, le bichromate de potasse, le vert de méthyle.

Les résultats obtenus ont toujours été les mêmes, quels que soient

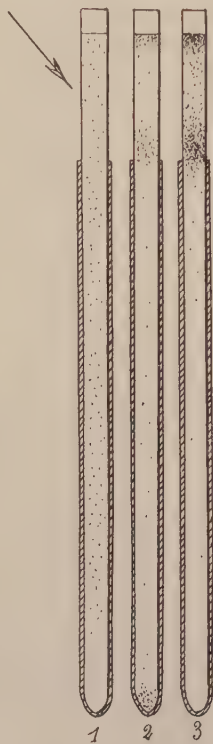


FIG. XXIX. Action de la lumière sur la répartition verticale des *Copépodes*. 1, tube au remplissage; 2, 30 plus tard; 3, 1 heure plus tard.

les colorants utilisés. Ils sont représentés dans la figure xxx qui montre une expérience où le manchon supérieur contenait du bleu de méthylène foncé, le manchon inférieur de l'acide picrique saturé et l'éprouvette du micro-carmin pur, presque opaque.

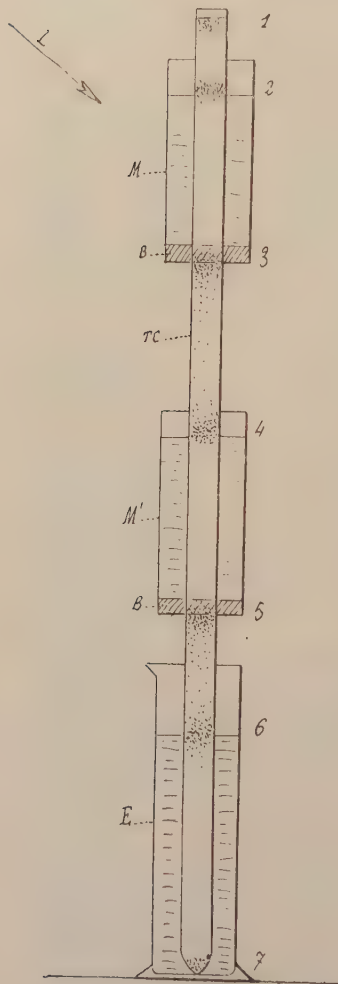


FIG. xxx. Action des lumières colorées sur la répartition verticale des *Copépodes*. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, les amas de crustacés; M, M', manchons de verre, pleins de liqueurs colorées; B, B, bouchons; E, éprouvette; TC, tube central; L, lumière.

Il se forme sept groupes : l'un en haut du tube central au-dessous de la surface libre, un autre au fond, puis deux à chaque manchon, au-dessus et au-dessous, le septième au-dessus du niveau de l'éprouvette. Les cinq amas intermédiaires traduisent très nettement la sensibilité lumineuse différentielle des Copépodes. C'est une question d'intensité lumineuse qui intervient seule : la couleur des rayons n'a pas d'influence appréciable, car les résultats sont identiques, quelles que soient les solutions colorantes employées. Toujours, dans les zones colorées les animaux sont très rares et pour n'importe quelle teinte.

Cette expérience est intéressante à un autre point de vue que celui qui nous occupe. En effet, elle semble donner une réponse dans le sens négatif aux questions que se posaient Paul BERT et MEREJKOVSKY, à savoir « Les animaux voient-ils les mêmes rayons lumineux que nous ? » et « Les Crustacés inférieurs distinguent-ils les couleurs ? »

#### ACTION DE LA TEMPÉRATURE

A. SUR LE PHOTOTROPISME. — Nous avons longuement exposé cette influence à propos du phototropisme (page 465), nous n'y reviendrons pas.

B. SUR LE NIVEAU DE FLOTTAISON. — La température agit directement sur la répartition verticale des Copépodes, quels qu'ils soient, positifs ou négatifs.

Il est facile de s'en assurer par la technique simple suivante : on place les animaux dans une série de tubes de BOREL, rangés côte à côte, à la lumière solaire diffuse, mais à des températures différentes. A 21° les crustacés ont une répartition uniforme ; à 27° ils commencent à s'accumuler au fond ; à 28°,5 ils y sont presque tous, à 32°5 ils forment au bas du vase une couche très mince.

A mesure que l'eau se refroidit, on les voit s'élever et reprendre leur répartition primitive.

Les faits sont tout à fait comparables à ceux que nous avons signalés chez les *Daphnies* (page 447).



FIG. XXXI. Action de la température sur le niveau de flottaison des *Copépodes*.

C. SENSIBILITÉ THERMIQUE DIFFÉRENTIELLE. — On peut l'étudier à l'aide du tube à manchons extérieurs que nous avons décrit page 446.

Placés dans le tube central, dans de l'eau normale, les *Copépodes* se répartissent en deux groupes, l'un superficiel, l'autre profond. Si l'on verse dans le manchon supérieur de l'eau à 35-40° en s'arrangeant pour que les niveaux coïncident, on voit le groupe supérieur descendre et se maintenir au-dessous de la zone chauffée. Il remonte plus tard, quand l'écart de température réalisé est tombé par refroidissement au-dessous de la valeur minimum nécessaire pour provoquer la chute.

Les résultats sont nets, mais les mouvements sont sensiblement moins rapides que chez les *Daphnies* (page 447).

Dans le tube central, plaçons de l'eau de mer normale chargée de *Copépodes* et à 18°, température du laboratoire. Le tube porte, en son milieu, une gaine de papier noir, maintenue par une pince. Les animaux se répartissent en quatre groupes : l'un superficiel, le deuxième immédiatement au-dessus du papier, le troisième juste au-dessous et le quatrième au fond. Le manchon supérieur est alors rempli d'eau à 34° ce qui porte à 29° la température de l'eau du tube intérieur. Le groupe superficiel

tombe lentement, se confond avec le groupe 2, sans franchir le papier noir, car il est arrêté par sa sensibilité différentielle lumineuse. On voit ainsi nettement l'action de la température et celle de la lumière.

Si l'on réalise dans un tube de Borel deux couches d'eau superposées à des températures différentes, 15° en bas, 20° en haut, on voit les Copépodes se maintenir dans la deuxième. Lorsqu'ils pénètrent trop dans la

zone froide, leurs mouvements se ralentissent et ils tombent passivement sur le fond, comme paralysés par le froid. Si l'écart thermique est moins prononcé, ils ont le temps de se défendre, de remonter dans la couche chaude et de s'y maintenir. Leur sensibilité et leurs réactions vis-à-vis du froid paraissent moins délicates que pour les hautes températures.

On peut donc dissocier l'action de la température en deux parties : 1° modification plus ou moins nette du phototropisme, et 2° ; production directe d'un mouvement ascensionnel ou de descente dans lequel la lumière n'intervient pas.

Pour les variations thermiques, on observe les mêmes réactions, quels que soient les Copépodes étudiés. Seule, la position du seuil varie pour chacun d'eux, ou, en d'autres termes, ils ont chacun leur sensibilité propre. Une variation lente ne produit aucune réaction. Mais, quand la température devient un peu élevée, la vitesse des mouvements natatoires augmente, les animaux s'agitent vivement, sans qu'on puisse voir une réaction d'ordre général ou nettement significative. Leurs mouvements semblent désordonnés.

Si la variation thermique est brusque, les animaux s'enfoncent. La réaction se manifeste déjà pour un écart thermique qui ne dépasse guère 3°, la température du milieu primitif oscillant autour de 18-20°.

On peut montrer le phénomène d'une manière très simple et très frappante en opérant ainsi qu'il suit. Dans un tube de Borel, on superpose trois couches de la même eau de mer, l'inférieure à 15°, la moyenne à 20°, la supérieure à 25°. Les deux couches extrêmes ont avantage

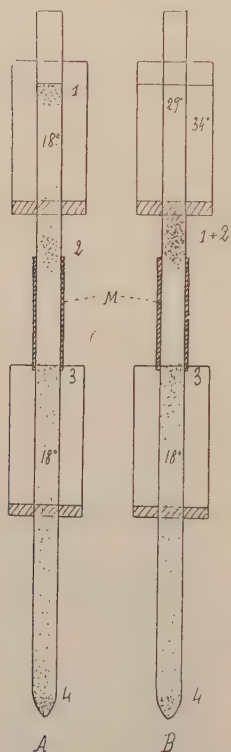


FIG. XXXII. Copépodes : Sensibilités différentielles thermique et lumineuse. 1, 2, 3, 4, les amas de Crustacés; M, manchon noir.

à être légèrement colorées par des traces de bleu de méthylène, ce qui les rend plus visibles (on peut aussi ne colorer que la couche médiane). On charge à la pipette la zone centrale à 20° avec des Copépodes bien vivants. Il restent littéralement encagés dans celle-ci, par le jeu de leurs sensibilités différentielles thermiques. Ils n'envahissent tout le tube que très lentement, à mesure que l'égalisation des températures s'effectue. Leurs mouvements pourraient, en quelque sorte, permettre de suivre la marche du phénomène physique.

La régularisation du niveau de flottaison se fait par le mécanisme

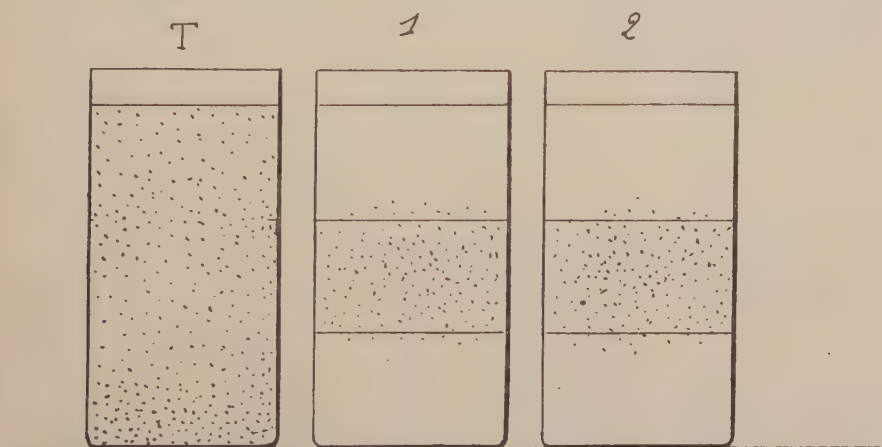


FIG. XXXIII. Sensibilité différentielle thermique des *Copépodes*. T, témoin ; 1, couche médiane colorée ; 2, couches extrêmes colorées.

suivant. Dès que les Copépodes pénètrent dans les couches chaudes, leur nage s'arrête net et ils tombent passivement. Ils nagent de nouveau dans l'eau à la température de laquelle ils étaient adaptés. S'ils arrivent dans l'eau froide, ils donnent un violent coup d'antenne qui les fait élever d'un bond. Toutes ces réactions sont d'autant plus nettes que les écarts thermiques sont plus grands.

En résumé, la température agit sur les Copépodes pélagiques marins étudiés de deux façons distinctes.

1° Elle modifie en l'accélérant, la vitesse du renversement phototrope en fonction du temps et de l'intensité lumineuse. Si l'on prend celle-ci constante, le renversement sera d'autant plus rapide que la température sera plus élevée. Pour une espèce déterminée, on peut tomber sur le cas limite suivant : à partir d'une certaine température, la vitesse

du renversement est telle que la phase positive par exemple est supprimée en pratique. Au-dessus de cette température l'espèce considérée sera toujours négative, au-dessous elle sera toujours positive et d'autant plus nettement que l'on descendra davantage. Souvent, si ce n'est toujours, il n'y a pas de véritable température critique en quelque sorte, mais une région thermique assez large où le tropisme de l'animal apparaît comme indifférent ou oscillatoire.

2° La température agit, en outre, directement sur le niveau de flottaison de nos crustacés. Ils s'enfoncent d'autant plus qu'elle est plus élevée et ce phénomène paraît très général, toutes les formes examinées l'ayant présenté jusqu'ici.

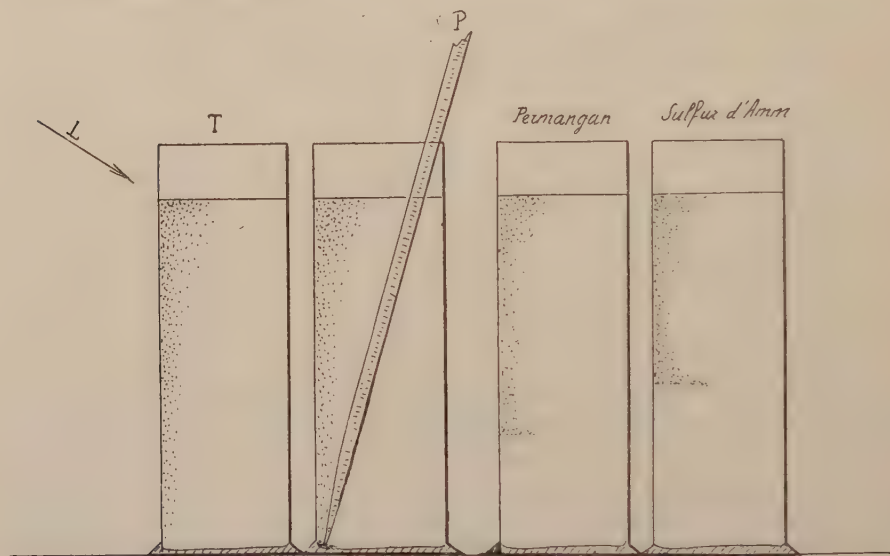


FIG. XXXIV. Sensibilité différentielle chimique des *Copépodes*. T, témoin ; P, pipette.

#### ACTION DES SUBSTANCES CHIMIQUES

A. SUR LE PHOTOTROPISME. — Nous l'avons examinée précédemment (page 466 et suivantes).

B. SENSIBILITÉ CHIMIQUE DIFFÉRENTIELLE. — Elle est extrêmement nette vis-à-vis de nombreuses substances, toxiques ou non.

On peut la révéler de la façon suivante. Dans une grande éprouvette, on verse de l'eau de mer normale chargée de Copépodes. Puis, à l'aide d'une pipette très effilée, on dépose sur le fond une trace de la substance

à étudier et l'on attend. On voit bientôt les Crustacés s'élever à mesure que la diffusion se produit et la limite inférieure de leur zone de répartition semble coupée au couteau, tellement elle est tranchée.

L'expérience est particulièrement belle avec le permanganate de potasse, le sulfure d'ammonium, l'ammoniaque, etc.

On peut considérer le dispositif employé comme une variante de ceux qui ont servi à PFEFFER, JENNINGS et son école, H. Munro Fox pour étudier le comportement des spermatozoïdes de fougères, des protozoaires en présence des substances chimiques diffusant dans le milieu qu'ils habitent. Les résultats obtenus sont tout à fait du même ordre que ceux que ces divers auteurs ont constatés.

Fox en particulier, sur les Bodo en présence d'oxygène, arrive à des conclusions que je crois exactes et qui me semblent s'appliquer aux réactions de nos Copépodes en face des substances chimiques diffusant dans l'eau qu'ils peuplent.

C. ACTION DES SUBSTANCES CHIMIQUES SUR LE NIVEAU DE FLOTTAISON. — Les animaux sont placés dans une solution homogène de la matière que l'on veut essayer et à côté, on dispose des vases témoins qui donneront la répartition normale.

L'alcool, l'éther, les acides font enfoncer nettement les Copépodes du plankton positif. Tous les acides employés sont actifs et on peut les ranger dans l'ordre d'efficacité suivant : acétique, chromique, picrique, butyrique pour les acides étudiés.

L'acétone, le chloral, l'acétate d'éthyle, la glycérine, la digitaline, la narcotine n'ont paru avoir aucune influence visible, même après un temps assez long.

Ces faits sont valables pour une lumière d'intensité moyenne. Si cette intensité est très forte, les phénomènes changent. Dans l'eau normale, en effet, les Copépodes se tassent fortement sur le fond du vase : de nombreuses substances chimiques peuvent diminuer considérablement ce tassement en donnant une répartition plus régulière. C'est le cas par exemple de la soude, du permanganate de potasse, de l'aldéhyde formique. L'ammoniaque au contraire ne paraît avoir aucun effet net.

Le lactose et le saccharose font légèrement enfoncer les animaux. Le glucose n'a guère d'action, ni la soude, le permanganate.

Les figures ci-contre donnent une idée exacte des faits observables. La rangée supérieure représente les tubes de BOREL vus par transparence, les cercles inférieurs montrent ces mêmes tubes vus par-dessus. Les flèches indiquent la direction des rayons lumineux.

On voit que les *Euterpe* (E) sont au fond et négatifs sous l'action du



FIG. XXXV. Action des substances chimiques sur le niveau de flottaison et le phototropisme des Copépodes

lactose, du saccharose, du glucose. Ils sont au contraire superficiels et violemment positifs sous l'action prolongée du permanganate, après être passés par une phase négative profonde.

Le dispositif simple employé permet ainsi de montrer la double action de la plupart des substances chimiques. D'une part, elles modifient la réaction phototropique (vue par-dessus), d'autre part, elles agissent directement sur la répartition verticale (vue par transparence).

D. ACTION DES IONS H ET OH. — Nous avons étudié précédemment l'influence de ces ions sur le phototropisme (page 468). Il nous reste à voir leur action sur le niveau de flottaison.

On opère comme d'habitude, dans des tubes de Borel qui reçoivent



FIG. XXXVI. Action des ions H<sup>+</sup> et OH<sup>-</sup> sur le niveau de flottaison des Copépodes pélagiques marins.

chacun 75 cmc. d'eau de mer de PH déterminé. On ajoute alors les Copépodes filtrés et égouttés, comme il a été décrit page 469. Des vases témoins contenant de l'eau de mer pure sont intercalés dans les séries.

On constate alors, que dans la série acide, les animaux s'enfoncent d'autant plus que le PH est plus bas, les ions H plus nombreux. La figure ci-contre montre les phénomènes observés.

Au contraire, dans la série alcaline, on n'observe aucune modification du niveau de flottaison. La répartition reste absolument comparable à celle des vases témoins.

### ACTION DE LA CONCENTRATION

Nous avons vu qu'il était facile de faire varier la concentration de l'eau de mer soit en plus, soit en moins.

Dans le premier cas, on peut employer deux techniques : ou bien ajouter à l'eau des substances solubles chimiquement inactives et en proportion connue, ou bien évaporer une fraction déterminée d'un volume mesuré d'eau de mer. Il faudra alors laisser cette eau surconcentrée dans un vase largement ouvert, au moins 24 heures après refroidissement, de manière que l'équilibre gazeux puisse se rétablir.

Comme substances dissoutes, nous avons surtout utilisé le chlorure de sodium à 2 p. 100, ou le glucose au même titre.

L'effet de la surconcentration peut être étudié :

a) Sur le phototropisme. Nous l'avons déjà signalée à son propos. Rappelons qu'elle est très générale ; les animaux positifs voient leur réaction renforcée, les formes négatives sont au contraire désensibilisées.

b) Sur le niveau de flottaison. Une population positive est placée dans un tube de Borel contenant l'eau surconcentrée, on constate qu'elle se tient à un niveau nettement supérieur à celle d'un vase témoin. Toujours la surconcentration fait élever les Copépodes.

Enfin, on peut rechercher ce qui se passe au contact de deux couches de concentrations différentes. Il est très facile de réaliser par la technique que nous avons indiquée plus haut (page 424) trois couches liquides de densités différentes, l'une au-dessus de l'autre. L'inférieure sera surconcentrée par évaporation de 1/10 par exemple, la médiane sera de l'eau normale habitée par ses Copépodes et enfin la supérieure sera diluée par addition de 1/10 d'eau distillée.

Dans ces conditions, les animaux sont véritablement enfermés dans la couche médiane et s'y maintiennent pendant des heures tant que la diffusion, très lente dans ces conditions, n'a pas homogénéisé le milieu. Ces faits sont valables pour une température d'environ 15°; si, au contraire, elle est supérieure à 20°, il apparaît, comme nous l'avons vu, une tendance à la descente qui s'accroît à mesure que la température croît. Il est possible de rendre cette tendance assez forte, pour obliger les Copépodes à entrer dans la couche surconcentrée, même à une valeur mortelle (évaporation d'un cinquième). L'action thermique pure est donc plus puissante et plus efficace que la réaction différentielle. Celle-ci

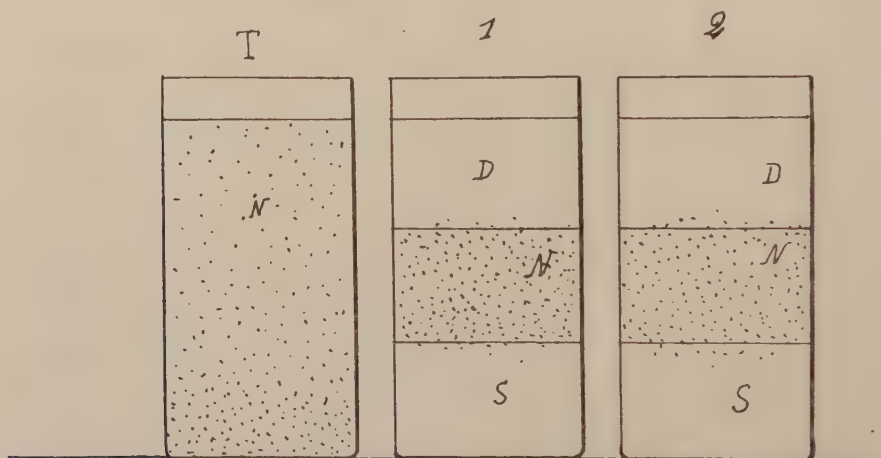


FIG. xxxvii. Action de la salinité sur les *Copépodes*. T, témoin; 1, couche médiane seule colorée; 2, couches extrêmes colorées; D, eau de mer diluée; N, eau de mer normale; S, eau de mer surconcentrée.

d'ailleurs n'est pas abolie, les animaux la présentent au contact des deux zones, mais ils finissent par la surmonter.

Par conséquent, une variation en plus ou en moins dans la concentration, lorsqu'elle atteint une certaine valeur, agit très nettement sur la répartition des crustacés.

Il faut, pour qu'il y ait réaction au contact de deux zones de concentration différente, que l'écart atteigne une certaine valeur minimum (seuil). Il y a un rapport étroit entre la valeur de ce seuil et celle de l'excitation originelle. Enfin, pour qu'il y ait mouvement, il faut que la variation soit brusque. Une variation lente et continue de l'excitation ne provoque pas de réaction, quelle que soit la valeur finale qu'elle atteigne.

Si la variation de concentration a lieu en moins, par exemple par addition d'un volume déterminé d'eau douce à une quantité mesurée d'eau de mer, on constate toujours que les animaux positifs sont désensibilisés et pour une certaine dilution deviennent négatifs. C'est un fait très général. Mais, en outre, la dilution fait toujours enfoncer les Copépodes.

Ce qui paraît le plus frappant dans ces expériences sur l'action de la concentration, c'est la constance et la généralité des résultats obtenus, qui s'opposent d'une manière fort nette à l'inconstance et aux différences spécifiques de l'effet des substances chimiques.

## V. — Annélides.

Les expériences sur les vers de ce groupe ont été beaucoup moins nombreuses et moins suivies que celles sur les Copépodes. Cela tient à l'irrégularité de la présence des Annélides dans les pêches et quand elles existent, à ce qu'elles sont souvent en trop petit nombre. Parfois, au contraire, on les trouve en très grande quantité, ce qui permet des recherches préliminaires.

J'ai pu étudier le comportement de *Tomopteris helgolandica* Greeff., de *Sacconereis* et d'une larve de Spionidien indéterminés.

Pour toutes ces formes, on observe des réactions exactement du même type que celles que nous avons signalées pour les Daphnies et les Copépodes.

### *Tomopteris helgolandica* Greef.

Les adultes sont doués d'un phototropisme négatif intense et réagissent nettement aux variations de concentration. On peut les enfermer comme dans une cage, au sein d'une couche d'eau normale, reposant sur de l'eau surconcentrée et recouverte d'eau diluée.

Dans celle-ci, les Annélides sont arrêtées par le mécanisme suivant. Les parapodes cessent de battre et l'animal tombe passivement. S'ils arrivent dans la zone concentrée, ils présentent un violent mouvement de recul, suivi d'une nage en arrière et d'un demi-tour.

Si on les met dans l'eau normale à 18-20° sur laquelle repose une couche plus chaude, ils n'entrent pas dans celle-ci qui fonctionne comme une barrière, si l'écart thermique est égal ou supérieur à 5°.

En arrivant dans la couche chaude, les Annélides font demi-tour et rentrent dans la zone froide. Si, à la suite d'un mouvement très violent, elles ont pénétré loin dans l'eau chaude ; la nage cesse tout à coup, les animaux tombent passivement et les mouvements ne reprennent que dans l'eau froide.

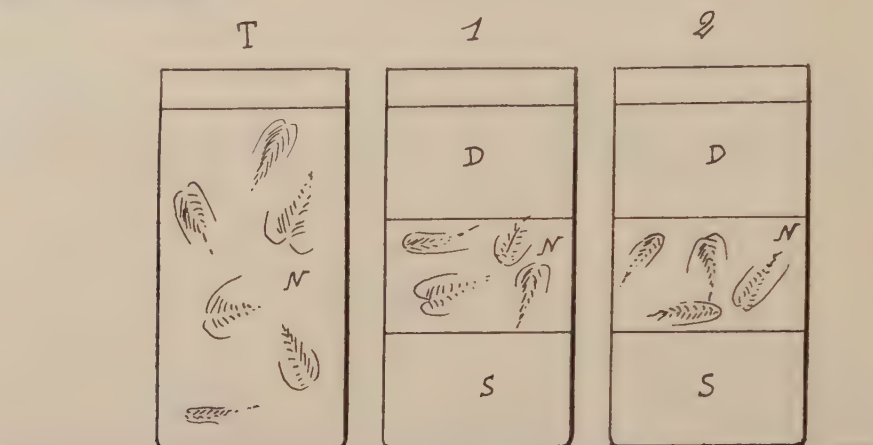


FIG. XXXVIII. Action de la salinité sur *Tomopteris*. T, témoin ; 1, couche médiane seule colorée légèrement au bleu de méthylène ; 2, couches extrêmes colorées ; D, eau de mer diluée ; N, eau de mer normale ; S, eau de mer surconcentrée.

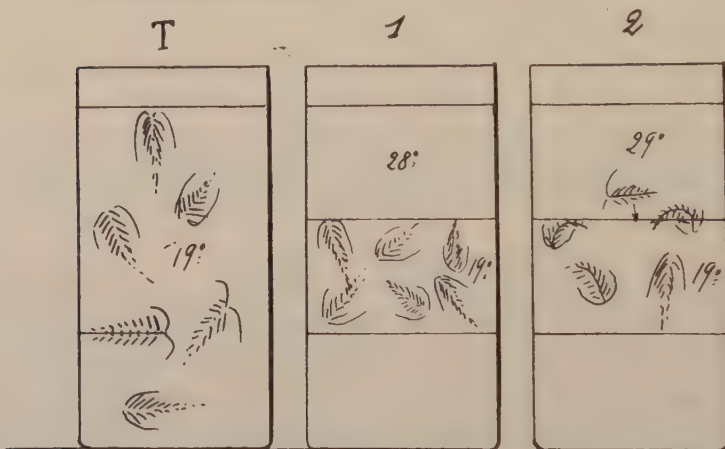


FIG. XXXIX. Sensibilité différentielle thermique de *Tomopteris*. T, témoin ; 1, couche médiane seule colorée ; 2, couches extrêmes colorées.

#### LARVES DE SPIONIDIEN

Certaines années, ces larves se sont montrées abondantes dans un certain nombre de pêches, et on a pu faire sur elles des expériences assez suivies. Je n'ai pas pu déterminer l'espèce à laquelle elles appartiennent,

ni même le genre, bien qu'il m'ait paru probable qu'elles soient des larves de *Polydora*.

Ces larves pourvues de deux longs tentacules post-céphaliques, sont de couleur très foncée, presque noire, et hérissées de longues soies plus grandes dans la région antérieure.

Lorsqu'on les récolte, elles se montrent douées d'un phototropisme positif puissant et très typique. Celui-ci se renverse spontanément avec le temps, si l'intensité lumineuse est suffisante. La vitesse du renversement est fonction : 1° de l'intensité de la lumière ; 2° du temps ; 3° de la température. On retrouve donc ici encore les faits signalés chez les *Daphnies*, les nauplii de *Balanes* et les *Copépodes*.

L'ammoniaque, la soude renversent la réaction des larves positives, ou tout au moins les désensibilisent nettement.

L'aldéhyde formique tend aussi à les renverser. L'acide acétique, l'acide chlorhydrique les renforcent au contraire dans le sens positif. Les sucres sont sans action. La glycérine à la dose de 1 goutte pour 20 cmc. d'eau tend à les renverser ; à la dose de 3 gouttes, on ne constate aucun effet ; à la dose de 7 gouttes, il y a renforcement de la réaction positive.

La surconcentration et la dilution agissent exactement comme chez les *Copépodes*, c'est-à-dire que la dilution rend les larves négatives ; tandis que la surconcentration les sensibilise fortement dans le sens positif.

Des larves pêchées positives le 21 août, étaient toutes négatives le 25. Cette phase négative paraissait solidement fixée et l'on n'a pas pu la modifier par l'emploi des substances chimiques les plus variées.

Nos larves de *Spionidien* se sont montrées posséder une sensibilité lumineuse différentielle très nette. En effet, elles s'élèvent en surface dans une lumière très faible, si on fait croître brusquement l'intensité lumineuse, on observe toujours une chute passagère très caractéristique.

L'eau diluée fonctionne comme une barrière, les animaux n'y pénètrent jamais. L'eau surconcentrée ne les arrête pas, ils y entrent même si elle est concentrée à un taux rapidement mortel.

Enfin ces larves n'ont pas manifesté de sensibilité différentielle thermique bien visible.

## SACCONEREIS

Nous n'avons jamais eu de ces formes en quantité suffisante pour bien les étudier, cependant il nous a été permis de constater qu'elles sont douées d'un phototropisme positif puissant et des réactions du même type que les larves de Spionidien et les Copépodes.

## RÉSUMÉ

Les larves d'Annélides et les Tomopteris étudiées dans ce paragraphe se sont comportées dans l'ensemble d'une manière très comparable à celle des crustacés. On retrouve des réactions presque identiques : phototropisme puissant se renversant spontanément, et d'autant plus vite que la lumière est plus forte, la température plus élevée. Le phototropisme est renforcé par la surconcentration, renversé par la dilution, plus ou moins modifié par les substances chimiques, etc. On trouve aussi des sensibilités différentielles diverses, surtout lumineuse. Enfin, pour les larves tout au moins, la surconcentration des couches inférieures ne les empêche pas de descendre si divers stimuli les y poussent.

## Résumé général de la deuxième partie.

Comme un résumé particulier a été donné à la fin de la plupart des paragraphes des chapitres I et II, je me contenterai d'exposer, très brièvement, les résultats d'ensemble, fournis par les expériences et les observations relatées dans la deuxième partie de ce travail.

Les animaux pélagiques étudiés peuvent se répartir en deux grands groupes physiologiques distincts :

- 1<sup>o</sup> Ceux qui ne sont pas phototropiques ;
- 2<sup>o</sup> Ceux qui le sont.

Dans la première catégorie, nous avons étudié une Méduse d'hydraire, *Phialidium hemisphericum* ; un Cténophore, *Pleurobrachia pileus* et un Chétognathe, *Sagitta bipunctata*.

Pour les deux premières formes, la lumière vive déclanche des mouvements natatoires actifs, sans orienter les animaux. Il y a donc photocinèse simple, au sens que PATTEN donne à ce mot, photocinèse qui n'existe pas, semble-t-il, chez *Sagitta*.

Les espèces étudiées dans ce groupe, présentent des sensibilités différentielles plus ou moins nettes, vis-à-vis de la température (Méduses), ou vis-à-vis de la concentration du milieu.

Dans la seconde catégorie, on peut constater que, d'une manière très générale, le signe du phototropisme est fonction de l'intensité lumineuse, du temps d'exposition et de la température.

Le phototropisme peut être plus ou moins modifié par l'action de substances chimiques diverses. Mais l'effet de celles-ci ne peut pas être prévu à l'avance ; il n'y a aucune règle générale qui le fasse pressentir. Ni la formule moléculaire, ni la fonction chimique (oxydants, réducteurs, etc.) ne donnent de renseignements sur l'influence probable. L'expérience directe seule donne les résultats.

En outre, la lumière, en dehors de son action phototropique, agit sur le niveau de flottaison des animaux, directement, si l'on peut dire.

La température intervient en modifiant la réaction phototropique et aussi en faisant enfoncer ou s'élever les animaux par action directe.

Il y a, le plus souvent, une sensibilité différentielle lumineuse assez nette, une sensibilité différentielle thermique souvent délicate et aussi une sensibilité différentielle chimique fort précise.

Pour les formes marines, la surconcentration et la dilution de l'eau normale paraissent avoir une action très générale. D'une part, il y a modification du phototropisme, d'autre part, une influence fort nette et directe sur le niveau de flottaison.

Toutes les espèces étudiées réagissent de la même manière aux variations de concentration et cette constance dans les résultats tranche d'une façon frappante avec la variété des réponses spécifiques aux modifications chimiques du milieu.

## TROISIÈME PARTIE

---

### CHAPITRE PREMIER

#### *Discussion des résultats*

#### Sur l'influence de la lumière

De l'ensemble de nos recherches exposées dans la deuxième partie de ce travail, découle un certain nombre de résultats d'importance et d'intérêt variables, qu'il nous faut maintenant examiner et discuter avec quelque soin.

En ce qui concerne l'action de la lumière sur les animaux pélagiques, nous pouvons affirmer que cette influence n'est pas simple, comme on le croit généralement. En effet, elle peut produire soit une photocinèse, soit des réactions phototropiques, soit des mouvements déclanchés par la sensibilité lumineuse différentielle, soit enfin une action spéciale, de mécanisme indéterminé, que j'ai appelée action directe sur le niveau de flottaison.

Etudions l'une après l'autre ces diverses modalités de l'action de l'excitant lumineux.

#### a. — PHOTOCINÈSE

Ce terme désigne le déclanchement du mouvement chez les êtres que l'on éclaire. Il a été employé pour la première fois par PATTEN, qui travaillait sur les larves de *Calliphora erythrocephala*.

Il semble que ce soit l'effet immédiat le plus primitif de la lumière sur les êtres vivants. C'est une simple réponse motrice désordonnée à un excitant externe lumineux. L'animal reçoit de l'énergie du milieu extérieur et il répond par un mouvement natatoire non orienté. Les lignes de force du champ énergétique ne l'influencent pas, son mouvement est quelconque et aboutit à une nage dans tous les sens. Il y a seulement un rapport net entre l'intensité des mouvements déclanchés et celle de l'excitant.

Il est peut-être intéressant de remarquer que les animaux purement photokinétiques que nous avons rencontrés, présentent une symétrie par rapport à un axe, et non pas bilatérale. Mais il ne faut sans doute pas généraliser cette remarque, car nous n'avons étudié que deux formes (Méduse et Ctérophore) présentant de la photocinèse simple.

#### b. — PHOTOTROPISME

Dans le phototropisme des êtres libres, on a pu distinguer deux choses successives : 1<sup>o</sup> une photocinèse déclanchant les mouvements ; 2<sup>o</sup> une action tropique qui les oriente par rapport à la source.

En règle générale, les deux effets sont à peu près simultanés, dès que l'animal se meut, il s'oriente, d'autant plus vite et d'autant plus strictement qu'il est plus phototropique.

Tous les animaux que nous avons étudiés dans le groupe phototropique sont symétriques par rapport à un plan. Mais la réciproque n'est pas nécessairement vraie (*Sagitta*).

Le phototropisme est donc de la photocinèse avec quelque chose de plus : l'orientation du mouvement dans un sens déterminé.

La comparaison du comportement des animaux pélagiques des deux groupes expérimentés, montre avec une très grande netteté la différence entre la photocinèse et le phototropisme.

Il suffit d'une intensité lumineuse, souvent extrêmement faible pour déclancher la réaction motrice orientée. LOEB a déjà signalé sur les nauplii de Cirrhipèdes, que cette intensité limite n'est sans doute guère supérieure à l'intensité limite de visibilité de la source pour l'œil humain ; c'est dire que les animaux sont doués d'une sensibilité extrême. Celle-ci d'ailleurs s'accroît par le repos à l'obscurité, exactement comme notre œil aiguise sa susceptibilité par un séjour prolongé dans une nuit totale. Les animaux, comme nous-mêmes, paraissent s'adapter à une intensité lumineuse constante. Il semble que peu à peu, et sans doute par des processus automatiques, la vision de l'animal s'accorde avec l'éclairement du milieu de manière à travailler avec le rendement maximum.

Toute variation dans l'intensité lumineuse et par suite dans l'équilibre ainsi réalisé se traduira par une réaction de défense, par un mouvement, soit dans les organes accommodateurs de la vision (quand l'œil est très perfectionné), soit de tout l'animal.

En règle générale, ce mouvement paraît adapté à rétablir l'équilibre

primitif rompu. Lorsqu'il amène l'être dans un milieu où l'intensité lumineuse originelle est réalisée, ce mouvement s'arrête et l'animal nous apparaît, comme tendant à se localiser dans des zones à l'intensité lumineuse desquelles il est « accordé », pour employer l'expression de DAVENPORT.

Et il semble bien que les animaux arrivent dans cette zone d'accord par le jeu de réactions phototropiques.

En employant un autre langage, on pourrait dire que l'être est adapté à une région d'intensité lumineuse telle que son phototropisme est nul ou indifférent. Si l'intensité lumineuse croît, il se développe un phototropisme négatif, qui le fait descendre dans la zone d'indifférence : si elle décroît, il remonte par phototropisme positif jusqu'à cette zone.

Quand un animal est adapté à une intensité lumineuse déterminée, surtout si elle est faible, il devient très sensible à une énergie lumineuse ou autre de direction différente. Celle-ci trouble fortement son orientation, sa position d'équilibre et la direction de son mouvement. (Voir page 440.) Aussi faut-il prendre de très grandes précautions, lorsqu'on étudie le trajet suivi par un animal sous l'action de la lumière, si l'on veut éviter toutes les causes perturbatrices. C'est pour n'avoir pas pris ces précautions minutieuses, mais nécessaires, que de nombreux auteurs étudiant le phototropisme animal, sont arrivés à des résultats contradictoires, sources de discussions interminables, souvent passionnées, ne reposant sur aucun fond expérimental solide. Une énorme proportion de travaux faits sur les tropismes est ainsi entachée d'erreurs parfois très graves, qui leur enlèvent une grande partie de leur valeur scientifique.

D'autant plus que jamais un être vivant n'est sensible qu'à un seul excitant. On peut réaliser, au laboratoire, des conditions expérimentales telles qu'une forme d'énergie particulière prédomine de beaucoup sur les autres, mais on ne peut jamais éliminer totalement toutes celles-ci. Il en résulte qu'il ne faut pas trop se hâter de rapporter les phénomènes observés à telle ou telle cause précise ; mais qu'on doit varier les expériences, les modifier de manière à éliminer progressivement toutes les causes d'erreur qui sont toujours très nombreuses.

Depuis longtemps, on a constaté que, d'une façon générale, les larves et les jeunes sont beaucoup plus sensibles aux agents tropiques que les adultes. Ce fait, très facile à observer, a toujours beaucoup frappé tous

ceux qui ont étudié les tropismes et naturellement, on a cherché à l'expliquer par diverses hypothèses.

Nous avons vu que STEUER perse qu'il y aurait une substance sensible emmagasinée dans l'œuf sous une forme concentrée et qu'une partie de cette substance hypothétique serait distribuée au cours de l'ontogénèse, dans les diverses cellules du corps ou dans des organes spéciaux différenciés. On comprendrait ainsi l'affaiblissement de la réaction avec l'âge, puisque le développement pulvérise cette substance dans toutes les cellules. Mais une autre fraction serait emmagasinée dans les organes génitaux sous la forme concentrée initiale et transmise à la génération suivante et ainsi de suite. Cette théorie n'est qu'un décalque de celle de WEISMANN sur la transmission des caractères héréditaires et du germe à travers les générations. C'est une pure construction de l'esprit, qu'on ne peut guère soumettre au contrôle expérimental et qui est d'ailleurs complètement improbable.

LOEB, comme nous l'avons signalé dans le cours de ce travail, a cru que certaines substances qui prennent naissance dans le corps à la suite du métabolisme, influencent la valeur de la réaction du phototropisme et son signe. En généralisant, on a pensé que la variation avec l'âge, pouvait être produite par l'accumulation dans le corps, soit de réserves alimentaires, soit de matières de déchet. Ceci semblait d'autant plus plausible que certaines théories du vieillissement le considèrent comme un encombrement progressif de l'organisme par les substances de désassimilation de moins en moins éliminées. Nous nous trouvons donc ici en face d'une hypothèse d'ordre chimique.

C'est pour essayer de contrôler expérimentalement la valeur de cette théorie, que j'ai cherché l'influence possible des matières alimentaires (sucres, peptones, albumine, etc.) ou de déchet (urée, acide urique, etc.) sur le phototropisme d'animaux jeunes ou adultes.

Comme nous l'avons vu, les résultats obtenus sont pratiquement nuls et ne donnent aucune réponse en faveur de cette hypothèse. Aucune conclusion positive n'en peut être tirée et ils n'infirmement la théorie métabolique qu'autant que le puissent faire des résultats négatifs.

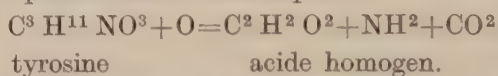
Dans le domaine chimique, on a proposé d'assez nombreuses hypothèses pour expliquer les actions tropiques, éclairer leur mécanisme, et on a cherché à les vérifier par des expériences et des analyses.

Les botanistes, qui se sont surtout occupés du géotropisme, en particulier de la racine, ont essayé de voir si, dans les racines normales ayant

poussé verticalement de haut en bas et les racines courbées par la pesanteur, il n'y aurait pas de différences chimiques appréciables.

CZAPECK s'est surtout intéressé à ce problème. Il constate que les racines irritées géotropiquement, contiennent un excès d'acide homogentisinique sur les racines normales. Cette quantité d'acide supplémentaire peut aller jusqu'à 50 p. 100. L'acide homogentisinique apparaît avant la flexion géotropique, est fonction du temps de présentation, passe par un maximum au début de la courbure, puis diminue progressivement pour atteindre la proportion normale quand la racine reprend la direction verticale. La répartition de cet acide est égale dans les deux moitiés de la racine, quand celle-ci est maintenue horizontale.

Or, l'acide homogentisinique dérive de la tyrosine par oxydation, désamination et perte d'acide carbonique.



L'enzyme de transformation est la tyrosinase. L'acide homogentisinique est oxydé à son tour par une autre enzyme du type de la laccase de BERTRAND et transformé en une substance qui ne réduit plus le nitrate d'argent ammoniacal, comme il le faisait.

On broye et triture les racines, et dans l'extrait, on recherche et on dose l'acide homogentisinique par réduction du nitrate d'argent ammoniacal.

Les racines irritées par la pesanteur sont plus réductrices que les racines normales et contiennent plus d'acide. De plus, elles montrent des propriétés oxydantes générales moins développées. Ainsi, un mélange d' $\alpha$ -naphtol et de paraphénylènediamine se colore en rouge beaucoup plus tard, le carmin d'indigo bleui par réduction se décolore plus difficilement par les extraits de racines courbées que par ceux des racines normales. Dans la racine en flexion géotropique, il y a donc augmentation de la teneur en acide homogentisinique d'une part, et d'autre part, retard dans les oxydations.

Quel rapport y a-t-il dans la racine irritée, entre la quantité d'acide homogentisinique et le retard des oxydations ? Est-ce l'acide qui produit ce retard ? Ou bien n'y aurait-il pas une disparition momentanée des oxydases occupées à attaquer l'acide et non disponibles momentanément ? Ou y a-t-il d'autres facteurs empêchants ?

Les expériences semblent prouver que ce sont les oxydases qui disparaissent. Car, si dans un lot de racines normales, on ajoute une très faible

quantité de racines irritées, les propriétés oxydantes de l'extrait sont fortement retardées. Tout se passe comme si on infectait l'oxydase par un anti-ferment hypothétique, qui, d'ailleurs, a les caractères d'une diastase, comme on a pu le vérifier.

Dans le phototropisme des plantules d'*Avena*, on observe des phénomènes chimiques du même ordre.

Pour CZAPEK, dans la courbure géotropique, on peut constater les faits suivants : augmentation de l'acide homogentisinique, qui ne provient peut-être pas d'ailleurs de la tyrosine préexistante, diminution des oxydations produite sans doute par le développement d'une anti-oxydase.

LOEB fit quelques recherches du même ordre. Il trouve que dans une plante phototropique, il y a des processus d'oxydation du côté éclairé, tandis que du côté sombre les réductions dominent.

Chez les animaux, il croit d'abord qu'il y a une substance photosensible, dont la formation serait soit activée, soit retardée par la lumière. Plus tard, il admet que l'action des acides sur le phototropisme peut s'expliquer par un effet anti-positif, c'est-à-dire agissant sur la substance anti-positive de CZAPEK. Les substances empêchantes de la réaction phototropique seraient peut-être des acides et localisées surtout dans les yeux. La lumière violette et ultra-violette, la température agiraient sur la réaction photochimique. On peut imaginer que ces agents travaillent, soit sur la réaction photochimique elle-même, soit sur une substance empêchante, soit sur les deux à la fois. Les acides pourraient aussi empêcher, chez les organismes d'eau douce, la formation de la substance sensible dont dépend l'héliotropisme. Mais ceci est en opposition avec l'action de la température sur le phototropisme.

OSTWALD, en 1908, pense qu'il doit exister un rapport étroit entre le phototropisme et les processus d'oxydation qui s'accomplissent dans les tissus de l'organisme et il tente de contrôler la valeur de cette supposition.

On pourrait mesurer les quotients respiratoires des animaux positifs et négatifs à la lumière et à l'obscurité, ce qui donnerait la valeur brute et globale des processus de respiration. Mais cette méthode est trop grossière et ne peut donner que des renseignements insuffisants et imprécis. Une autre méthode, à laquelle il s'arrête, consiste à rechercher et à doser les ferments oxydants. Ceux-ci sont de deux sortes : 1<sup>o</sup> les *peroxydases*, oxydases vraies ou indirectes de BOURQUELOT ;  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , oxydases de GRÜSZ, ozonides, oxygénases et peroxydases de BACH et CHODAT ;

2° les *catalases* de LOEW, hémase de SENTER, qui décomposent l'eau oxygénée.

Malgré la critique de PFEFFER, qui estime qu'on ne peut pas conclure des extraits de tissus morts à ce qui se passe dans les êtres vivants. OSTWALD pense qu'on peut étudier les oxydases dans les extraits tissulaires et les humeurs et voir si elles sont en relation avec les réactions phototropiques.

Il prépare donc des extraits d'animaux phototropiques, positifs et négatifs, ou recueille leurs humeurs. Il dose leur teneur en peroxydase et en catalase, puis essayera de voir l'effet de la lumière sur ces extraits et ces humeurs et sur leur concentration en ces diverses diastases oxydantes.

Les peroxydases sont reconnues par la teinture de gayac qui donne une coloration bleue avec ou sans eau oxygénée. La catalase est dosée dans le mélange précédent par l'acide sulfurique et le permanganate de potasse.

OSTWALD étudie les animaux suivants : larves de *Dytique*, d'*Hydrophile*, de *Tenebrio*, chenilles de *Porthesia chrysorrhea* desséchées et vivantes et maintenues à la lumière ou à l'obscurité. Il aboutit aux conclusions suivantes :

La catalase contenue dans les extraits d'animaux tués au chloroforme ou desséchés est radicalement et vite détruite par la lumière naturelle ou artificielle. Les rayons jaunes sont les moins actifs. La température provoque la même destruction.

Les chenilles de *Porthesia* vivantes perdent aussi leur catalase par exposition à la lumière.

A l'obscurité, la catalase chez les animaux vivants augmente au début, puis sa production diminue régulièrement et se trouve remplacée par une destruction. La température accélère la vitesse de cette variation.

L'influence de la longueur d'onde de la lumière sur les animaux vivants est passablement compliquée. Les rayons jaunes favorisent la néoformation de catalase, ce que ne fait pas la lumière violette. La destruction de la catalase dans celle-ci sera donc beaucoup plus rapide.

Au bout de trois jours, les chenilles meurent et la teneur en catalase s'élève à mesure de l'agonie. Dans la lumière, la mort des chenilles est retardée, ainsi que l'augmentation de la teneur en catalase. La réaction phototropique apparaît donc comme conservatrice de la vie.

En lumière faible, la teneur des extraits en peroxydase n'augmente pas en présence d'acide. La lumière diurne empêche instantanément la production de peroxydase en présence d'acide, à l'obscurité la peroxydase se conserve plus longtemps dans les extraits qu'à la lumière.

Chez les chenilles de *Porthesia* vivantes et exposées à la lumière, la peroxydase augmente à mesure que la catalase diminue.

Les rayons violets favorisent la production de peroxydase, tandis que les rayons jaunes l'arrêtent. Il y a un parallélisme net ou plus ou moins masqué entre la destruction de la catalase et la production de la peroxydase sous l'influence de la lumière dans les diverses régions du spectre.

Les animaux à phototropisme positif sont très riches en catalase et très pauvres en peroxydase : c'est l'inverse pour les animaux négatifs. Les processus phototropiques seraient des processus de conversation. Ainsi, les chenilles de *Porthesia* affamées, qui sont fortement positives, meurent plus vite à l'obscurité qu'à la lumière, c'est le contraire pour les larves de *Tenebrio* qui sont négatives.

En conclusion générale, on peut dire que la réaction phototropique des animaux est en étroite liaison avec la respiration des tissus.

A peu près à la même époque, JODLBAUER et ZELLER entreprennent des recherches du même ordre dans les racines de *Raifort* illuminées, recherches continuées par JAMADA et JODLBAUER. Ils dosent les oxydases et la catalase et arrivent à des résultats différents de ceux d'OSTWALD. Ils montrent, en outre, l'action importante du chlorure de sodium sur les deux groupes de diastases.

Enfin, en 1907, LOCKMANN croit montrer qu'il n'y aurait pas dans les liquides une peroxydase libre, mais un zymogène de peroxydase, activé par la lumière.

On voit donc que les différents savants qui se sont occupés de la question d'une manière tout à fait indépendante les uns des autres, sont loin d'être arrivés à des résultats concordants et que les résultats d'OSTWALD sont sujets à caution et doivent être vérifiés.

Toujours dans le domaine chimique, mais sans tenter d'analyses, on a élaboré d'autres hypothèses. La réaction phototropique serait la conséquence de l'action de la lumière sur une substance ou un groupe de substances photosensibles, localisées soit dans des organes particuliers (yeux, taches pigmentaires), soit disséminées dans certaines cellules ou tout le corps. On aurait alors un stock de substance photosensible détruite par exemple par la lumière, et reconstruite par sécrétion à l'obscurité.

La réaction fondamentale serait donc une réaction photochimique et l'on aurait quelque chose de comparable à ce que l'on a imaginé pour la vision humaine. Dans celle-ci, en effet, on admet que le pourpre rétinien est, soit la substance photochimique elle-même, soit plutôt un pigment sensibilisateur d'une réaction photochimique inconnue. Ces deux conceptions se retrouvent aussi au sujet du rôle de la chlorophylle dans l'assimilation du carbone par les végétaux verts.

La sensibilité des animaux à la lumière serait fonction de la quantité de substance photochimique, sans cesse détruite par l'énergie lumineuse, sans cesse sécrétée derechef. Et l'on comprend alors que la réaction phototropique ne traduirait qu'une vitesse différentielle entre la sécrétion et la destruction. On pourrait, par suite, s'expliquer le renversement du phototropisme avec l'intensité lumineuse, la température : facteurs qui modifieraient la vitesse de réaction photochimique dans un sens ou dans l'autre.

C'est pour essayer de déterminer ce que toutes ces hypothèses contenaient de vérité que j'ai étudié longuement l'influence de nombreuses substances chimiques sur le phototropisme de nos animaux.

Je pensais qu'il devait être possible, si ces idées étaient exactes, de modifier les vitesses de réactions et les équilibres chimiques réalisés, en introduisant dans le milieu des produits variés, réducteurs, oxydants, acides, bases, sels, anesthésiques, etc. Nous avons vu que les résultats obtenus sont très variables, chez les animaux de même signe phototropique, qu'on ne pouvait rien prévoir *a priori* qu'il n'y avait aucune influence précise de telle ou telle fonction, de telle ou telle capacité chimique.

Il est vrai qu'on peut faire l'objection suivante. Les agents chimiques artificiels ajoutés sont très différents, quoi qu'on fasse, des substances qui se trouvent dans l'organisme : leur action est trop brutale, n'a pas la délicatesse infinie, ni la souplesse de l'outillage diastasique normal, et l'on ne peut pas, avec des méthodes aussi primitives et des moyens aussi grossiers, intervenir avec précision sur les réactions organiques en jeu. Les résultats obtenus ne sont pas valables pour l'explication du phénomène et la compréhension de ses diverses modalités. Il reste cependant ce fait que ces moyens, pour grossiers qu'ils soient, agissent vigoureusement et dans un sens déterminé sur certaines formes (par exemple, permanganate sur *Euterpe*), n'ont aucune action sur d'autres, ou travaillent en sens inverse sur d'autres encore (*Acartia*).

La raison de cette différence d'action est tout à fait inexplicable pour le moment.

Il ne faut pas non plus s'illusionner sur la valeur des méthodes employées dans les analyses. On opère sur des tissus broyés ou coupés, ou des solutions colloïdales extraites du corps et plus ou moins altérées par les manipulations. L'objection de PFEFFER tient toujours ; rien ne prouve que les conditions soient les mêmes que dans l'organisme vivant, c'est plus probablement le contraire qui est vrai. CZAPEK réduit de l'azotate d'argent ammoniacal et exprime l'argent réduit en acide homogénisinique. Or, il existe d'autres produits qui sont aussi réducteurs et qui vont fausser les résultats.

Je sais bien qu'on fait subir un traitement identique au témoin. Mais il peut paraître, chimiquement parlant, aventuré d'affirmer que la réduction est due à l'acide seul. Tout ce qu'on peut dire en toute sécurité et c'est déjà de très haute portée, c'est que les racines en courbure géotropique sont plus réductrices que les racines normales et moins oxydantes. Quant aux rapports que ce fait présente avec la réaction tropique, rien ne peut les faire prévoir, ni même soupçonner.

Pour ce qui est des dosages de peroxydase et de catalase faits par OSTWALD, ils sont à reprendre avec des méthodes plus modernes et plus spécifiques, car on sait maintenant que les techniques qu'il a employées sont loin d'être précises et caractéristiques de la présence de tel ou tel corps. La seule conclusion véritablement scientifique qui paraît découler de ces travaux, c'est qu'il y a une différence chimique décélable entre les animaux phototropiques positifs et négatifs.

Est-ce à dire que de telles tentatives et de telles analyses sont négligeables et à rejeter ? Qu'il faille les abandonner parce que trop difficiles et trop grossières. Loin de nous cette pensée. Elles sont, au contraire, très désirables, à condition de ne pas leur attribuer une précision et une généralité qu'elles ne sauraient avoir. La vérité, surtout en ces matières, ne peut s'atteindre qu'à la suite de recherches nombreuses, variées, souvent mêlées d'erreurs et de fautes, que le temps et les travaux ultérieurs finissent toujours par éliminer. Mais, avant de voir clair dans ces problèmes, l'esprit trébuche à chaque pas et c'est à la suite d'efforts plus ou moins heureux et plus ou moins prolongés, que l'on finit par pénétrer l'essence des phénomènes. Dans l'état actuel de la science, nous en sommes encore, et pour longtemps sans doute, dans la période des tâton-

nements, des essais préliminaires qui ouvriront la voie à ceux qui viendront plus tard.

Il me semble donc que l'on ne doit accepter qu'avec les plus extrêmes réserves, les conclusions obtenues jusqu'ici dans ce domaine et qu'il vaut mieux avouer que nous ne savons pratiquement rien de positif sur les réactions chimiques qui se passent et sur leur degré de généralité. Nous savons du moins que le problème est extrêmement ardu et complexe, ce qui est une raison de plus pour l'étudier davantage.

Quoi qu'il en soit, il reste acquis que, dans un très grand nombre de cas, le signe du phototropisme se renverse en fonction de l'intensité lumineuse, de la température et que la vitesse du renversement dépend de la puissance de ces deux facteurs. Tout se passe comme si une réaction ou une série de réactions conjuguées en dépendaient et retentissaient sur la valeur du phototropisme et son signe, ce qui est un sérieux appui pour la théorie chimique du phénomène.

Mais ici il faut s'entendre. Les formes que nous avons étudiées, sont toutes assez élevées en organisation, elles possèdent des organes des sens plus ou moins différenciés, des yeux en particulier et un appareil locomoteur complexe. Ces deux séries d'organes sont reliées entre elles par un système nerveux parfaitement visible.

Dans ce cas, s'il y a réaction photochimique à la base du phénomène tropique, elle se passe dans l'appareil visuel, déclanche des influx dans le nerf centripète de celui-ci. Ces influx arrivent à un centre ganglionnaire qui envoie des influx moteurs centrifuges à l'appareil locomoteur. On a exactement des arcs réflexes plus ou moins compliqués et tout à fait comparables à ceux que l'on imagine ou décrit chez les animaux supérieurs. LOEB a voulu distinguer les tropismes des réflexes ordinaires, en considérant que dans ces derniers un segment ou une faible partie du corps répondaient seuls à l'excitation périphérique; tandis que dans les tropismes, le corps tout entier prenait part à la réaction. Entre les deux catégories de réponses, il n'y aurait donc qu'une différence de degré.

Quoiqu'il en soit, les centres nerveux interposés dans le circuit imposent leur rythme particulier, leur chronaxie spéciale aux influx moteurs qui déclanchent le mouvement. On voit donc que la réaction photochimique initiale rentre dans le cadre général des excitations périphériques sensorielles. Le rôle de la chronaxie centrale est manifeste dans les expériences de galvanotropisme, par exemple. On connaît sa valeur dans un certain nombre de groupes d'animaux, vertébrés ou non, et

il est facile de la contrôler, en mettant dans le même bac des Gardons, des Gammarus et des Lymnées. Si on lance un courant convenable, chaque espèce réagit avec une vitesse particulière en rapport manifeste avec sa chronaxie propre. On observe des phénomènes du même ordre mais moins évidents, dans le phototropisme d'animaux différents ou même des divers individus d'une même espèce. Chacun d'eux réagit avec son rythme propre ou, pour employer le langage des physiciens, chaque individu possède une constante particulière, une équation personnelle, d'ailleurs variable selon les moments de son évolution ou ses « états physiologiques ». C'est pourquoi les Américains étudient d'abord soigneusement les réactions personnelles des animaux avant d'expérimenter sur eux, s'adressent de plus en plus à des individus « standardized », de même qu'un physicien détermine les constantes d'un appareil dont il va se servir pour ses mesures.

Ce sont aussi des phénomènes du même ordre qui permettent, à mon sens, d'expliquer, en admettant la théorie du mouvement phototropique émise par LOEB, certaines variantes du trajet des animaux sous l'action de la lumière.

Supposons un animal à système nerveux très sensible et très rapide dans ses réponses à une excitation lumineuse. Imaginons qu'il perçoive une différence très faible dans l'éclairement de ses deux yeux et y réponde instantanément. S'il est positif par exemple, il se dirigera en ligne droite vers la source, car au moindre écart, la variation d'éclairement déclanchera le mouvement compensateur. S'il est un peu moins sensible ou à chronaxie plus lente ; il pourra s'écarter légèrement de la ligne droite, et de part et d'autre, avant de réagir, et décrira une sinusoïde peu marquée. S'il est très peu sensible ou à chronaxie très lente, il décrira une sinusoïde très fortement accentuée, surtout aux intensités faibles et qui s'aplatira en approchant de la source.

Je pense aussi, sans l'affirmer d'une manière péremptoire, que lorsqu'on sensibilise ou désensibilise un animal par une substance chimique, on agit surtout sur son système nerveux, dont on modifie la vitesse de réaction, par une intoxication passagère ou permanente. On aurait quelque chose de comparable, toutes proportions gardées, à ce qu'on observe chez l'homme par exemple lorsqu'il est sous l'influence de l'alcool ou d'un autre poison qui excite ou déprime sa nervosité normale. Ce serait aussi une sensibilisation ou désensibilisation du système nerveux d'origine interne et chimique, qui provoquerait les variations du comporte-

ment tropique avec les « états physiologiques », par l'intervention d'hormones hypothétiques et encore inconnues.

Dans certains cas, beaucoup plus rares (privation de Ca par un oxalate, digitaline), il semble qu'on intervienne sur l'appareil locomoteur.

#### c. — SENSIBILITÉ DIFFÉRENTIELLE LUMINEUSE

Lorsque l'intensité de la lumière varie brusquement, la direction des rayons restant constante, il apparaît une modalité nouvelle de réaction, décrite par LOEB sous le nom d'« Unterschiedsempfindlichkeit » que BOHN traduit par « Sensibilité différentielle », terme que nous avons adopté.

Chez les formes que nous avons examinées à ce point de vue, la réaction déclanchée par la variation d'intensité est différente de l'effet phototropique. En effet, la plupart du temps, les animaux (Daphnies, Copépodes) cessent brusquement de nager et tombent verticalement, d'une manière passive. Il est donc facile de reconnaître le mouvement déclanché et de le mesurer. Dès que l'effet de la variation est terminé, la nage reprend dans le sens des rayons. On a ainsi un mouvement vertical, suivi d'un mouvement phototropique. Les deux ordres d'effets lumineux sont donc très nettement séparés, aussi a-t-on pu essayer de déterminer les lois qui régissent la réaction différentielle.

Il faut que la variation d'intensité soit brusque et aussi qu'elle atteigne une valeur limite, un seuil d'excitation, fonction de l'intensité initiale. Le mouvement semble en outre plus net et plus durable pour une variation en moins que pour une augmentation d'intensité. Mais dans ce dernier cas, il est encore très visible.

Il me paraît très vraisemblable, pour autant qu'on en puisse juger à distance, que la migration horizontale du plankton d'eau douce signalée par Rina MONTI, dans les lacs alpins, est due au jeu de ses sensibilités différentielles lumineuses. L'ombre des pics environnants fonctionnerait comme un piège qui, par l'ascension et la rotation du soleil, finirait par balayer tout le lac, entraînant toute sa faune, parfois dans une baie unique, la dernière à l'ombre avant le coucher de l'astre solaire.

#### d. — ACTION DIRECTE SUR LE NIVEAU DE FLOTTAISON

Elle a été vue par certains auteurs qui m'ont précédé, mais décrite d'une autre façon. En effet, ils l'ont signalée comme une modification

du géotropisme sous l'influence de la lumière. (HARPER, ESTERLY, DICE, etc.)

Il existe donc une différence fondamentale entre leur façon d'exposer les faits et la manière dont je m'exprime.

Pour eux, les animaux sont géotropiques positifs en lumière intense, négatifs en lumière faible ou à l'obscurité. Ce sont donc des variations du géotropisme, considéré comme une réalité en soi, en fonction de l'intensité lumineuse qui produisent l'ascension ou la descente. Lorsque sous l'action de la lumière les animaux s'enfoncent, on peut évidemment dire que leur géotropisme varie ou change de signe. Ce n'est qu'une façon de parler et pour ma part j'estime que ce langage est très dangereux. Rien ne prouve qu'il corresponde à la réalité des faits et malgré son allure scientifique, il n'éclaire rien du tout. Il donne l'illusion d'être une explication des phénomènes observés, quand il n'en est qu'une mauvaise traduction. Il empêche ou retarde les recherches et d'autre part, il discrédite la notion si intéressante des tropismes qui sont des faits indiscutables et pour moi, bien définis. Ce n'est pas parce que le géotropisme d'une feuille morte devient négatif, que le vent la soulève et l'emporte, ni parce que le géotactisme d'un aviateur change de signe qu'il s'élève sur les ailes de son appareil.

Du reste, ESTERLY a bien senti l'inconvénient d'un tel langage, puisqu'il a pris la précaution d'indiquer ce qu'il désigne sous le terme de géotropisme. C'est « le mouvement dans une direction verticale ou le maintien de la position dans un récipient vertical. Que les mouvements vers le haut ou le bas d'un tube soient des réactions dues à la pesanteur ou non, il est certain que leur direction est changée quand des facteurs variables externes sont modifiés. En ce sens, il est permis de parler de modification du géotropisme, l'intention est d'exprimer le fait que la direction du mouvement change sous certaines conditions ou que la position maintenue dans une colonne d'eau peut varier quand les conditions environnantes se modifient. »

Malgré ces restrictions, je pense qu'il est regrettable d'employer le terme de géotropisme, pour les raisons que j'ai indiquées plus haut. C'est pourquoi, tout en reconnaissant l'intérêt des recherches d'ESTERLY et malgré toute l'estime que j'ai pour elles, je déplore et combats le langage dont il se sert.

Pour moi, je me contente d'exposer les faits sans plus, en disant : la lumière fait enfoncer plus ou moins les animaux, selon son intensité et

l'espèce à laquelle ils appartiennent, tandis qu'ils s'élèvent à l'obscurité. C'est la constatation pure et simple de ce qui se passe, sans aucune espèce d'hypothèse sur le mécanisme d'action de l'énergie lumineuse. Pour distinguer cet effet spécial de la lumière des autres actions qu'elle produit, je l'appelle tout simplement « action directe sur le niveau de flottaison ». Cette désignation ne préjuge rien du mécanisme réel qui intervient, ne fait appel à aucune hypothèse.

Quoi qu'il en soit, cette action directe est facile à constater au laboratoire, comme nous l'avons vu dans la deuxième partie de ce travail (page 481). Les observations à la mer m'ont amené à penser qu'elle a une influence importante pour la localisation en profondeur des diverses espèces. Je crois donc qu'elle joue un très grand rôle dans la distribution verticale des animaux, sans doute même plus grand que celui de l'héliotropisme et de ses variations.

#### Sur l'influence de la température.

Nous avons vu que, comme la lumière, la température a, sur les animaux pélagiques, une action complexe.

Tout d'abord, elle fait varier l'intensité et même le signe de la réaction phototropique : en outre, il existe une sensibilité différentielle thermique fort nette, enfin elle agit directement sur le niveau de flottaison.

Les variations thermiques journalières observées dans une mer un peu grande et un peu profonde sont très faibles et très continues. Ceci n'est pas pour nous surprendre étant donnée la très grande chaleur spécifique de l'eau. Mais, lorsque ces variations se produisent au voisinage de la température critique du renversement phototropique, elles peuvent avoir une action très forte. Une variation de 2° aux environs de 25°, a, en effet, une importance considérable pour la majeure partie des espèces examinées. Et l'on conçoit que la température puisse avoir, dans ce cas, un rôle fort grand dans la descente du plankton. D'autant plus que l'effet thermique direct apparaît assez brusquement et croît très vite. Dans deux vases, l'un à 22°, l'autre à 24°, placés côte à côte, on observe, par exemple, une différence dans la répartition verticale, bien plus forte que dans deux vases respectivement à 18 et à 20° (voir figure XXXI).

Dans le langage d'ESTERLY, on pourrait dire que le géotropisme des

animaux devient de plus en plus positif par l'élévation de la température, de plus en plus négatif par l'effet du refroidissement. Ce raisonnement est calqué sur celui qu'il tient à propos de l'action de la lumière sur le niveau de flottaison. Nous ne nous y arrêterons pas pour les raisons que nous avons exposées plus haut.

Il me semble que la notion des *points critiques* dans l'effet des agents physico-chimiques sur le phototropisme où le niveau de flottaison est d'un intérêt assez grand. En effet, aux alentours de ces points, une variation externe, d'ordre en apparence infime, pourra produire un déplacement considérable, tout à fait disproportionné à l'importance de la variation d'énergie.

Je suis, par exemple, convaincu que, pour les êtres à flottaison purement passive, comme les Radiolaires, les Diatomées, les Périidiniens, soutenus en équilibre dans une eau calme, une variation thermique très faible, de moins de 1° peut-être, est susceptible de produire un mouvement vertical notable.

Mais ce mouvement sera exclusivement sous la dépendance de la variation thermique et ne pourra être influencé par la lumière que dans la mesure où celle-ci arrive à échauffer l'eau. Or, ce phénomène est très lent, à cause de la grande chaleur spécifique des liquides aqueux. Il en est de même pour la variation inverse : refroidissement après disparition de l'énergie lumineuse. Il y aura donc nécessairement un retard très considérable de la migration sur les variations de la lumière, retard qu'on n'observe pas pour les animaux à migrations quotidiennes actives.

Il est très vraisemblable que dans le cas des formes à flottaison passive, c'est par diminution du coefficient de viscosité de l'eau sous l'influence de l'élévation thermique, que le mouvement se produit comme le dit OSTWALD.

Mais des êtres pélagiques à mouvements verticaux actifs, comme nos Copépodes, seront beaucoup moins sensibles à ces variations lentes et progressives de la température. Ils lutteront contre la chute par des mouvements natatoires plus rapides et plus puissants ; contre la tendance à la montée par une nage moins vigoureuse.

Ici, il ne semble pas que la descente des animaux soit due à une diminution de la viscosité de l'eau avec l'élévation de la température. L'observation de leurs mouvements, de leur comportement dans l'eau chaude, écarte toute idée d'une influence physique de cette nature. Ce n'est pas

non plus dû à un plus mauvais rendement de leur appareil locomoteur travaillant dans un milieu plus fluide. C'est certainement autre chose qui intervient, une action difficilement analysable, et qu'il vaut mieux, au moins provisoirement qualifier d'action directe, sans rien préjuger du mécanisme réel mis en jeu. A la suite de ses recherches sur le plankton d'eau douce du lac de Plön, RÜTTNER pense comme moi, que l'explication physique d'OSTWALD ne peut pas s'appliquer aux migrations verticales actives des crustacés pélagiques.

Quoiqu'il en soit, la tendance à la plongée provoquée par la température au-dessus de 25°, est très puissante (voir page 492), supérieure aux sensibilités différentielles thermique et chimique.

Je pense que c'est surtout l'échauffement des eaux superficielles pendant l'été, qui force la plupart des animaux planktoniques à plonger dans des couches plus profondes et plus froides où des pêches systématiques permettraient sans doute de les retrouver. C'est pourquoi, l'été, la surface des mers est plus pauvre en espèces et en individus que pendant l'hiver et le printemps. C'est pourquoi aussi la remontée nocturne est moins riche dans les mois chauds, comme j'ai cru le constater dans mes recherches dans la nature.

La sensibilité thermique différentielle permet de comprendre pourquoi un courant chaud ou froid, traversant des eaux froides ou chaudes, garde sa faune particulière pure de tout mélange. Tant que l'écart thermique entre le courant et les eaux environnantes est suffisant, les animaux ne peuvent sortir de ce courant ou y pénétrer. La diffusion et les échanges ne seront possibles que lorsque l'écart sera tombé au-dessous du seuil qui provoque les réactions différentielles. Aussi les courants pourront-ils être souvent décélés, comme l'a montré CLÈVE, par la nature de leur faune pélagique, dont les représentants seront ainsi des flotteurs parfaits, révélant leur trajet. D'où l'intérêt océanographique considérable de l'étude du plankton dans certaines régions. Il permet de contrôler très nettement l'existence et l'origine de courants marins souvent très bien définis. C'est ainsi qu'à Alger, la faune de Copépodes pélagiques est tout à fait du type atlantique, révélant un grand courant côtier qui pénètre par Gibraltar et longe toute l'Afrique du Nord. Le plankton algérois est très différent de celui que je connais à Monaco, Cette, Banyuls-sur-Mer et déjà dissemblable de celui de Naples. On y trouve en abondance des espèces que j'ai rencontrées dans le plankton des côtes marocaines ou du Sénégal. En outre, les formes dominantes ne sont pas les

mêmes, ni dans les mêmes rapports que sur les côtes méditerranéennes françaises.

Enfin, la prise en considération des sensibilités différentielles nous permettra peut-être de concilier les idées opposées de CHUN et de GIESBRECHT, sur le rôle des courants océaniques dans la propagation horizontale des animaux pélagiques. Ce problème sera étudié plus loin quand nous discuterons l'influence des variations de la concentration des eaux sur les mouvements du plankton. (Voir page 518).

#### Sur l'influence des variations de concentration.

Ce qui frappe dans l'étude de l'influence des variations de concentration, en plus ou en moins, c'est la très grande généralité des résultats obtenus. Toutes les espèces étudiées, au moins parmi les Copépodes, réagissent de la même manière. Il y a un contraste frappant avec l'action des substances chimiques.

Si les animaux possèdent un phototropisme positif, il est augmenté nettement par la surconcentration du milieu, diminué par la dilution et renversé lorsque celle-ci atteint une certaine valeur.

Si le phototropisme est négatif, il est diminué par la surconcentration, augmenté par la dilution.

En outre, l'eau surconcentrée fait enfoncer directement les animaux, qui s'élèvent, au contraire, par la dilution.

Cet effet direct travaille dans le même sens que les variations du phototropisme. Les eaux diluées sont moins denses que le milieu normal et flottent à sa surface. Les êtres planktoniques qui les rencontrent sont donc amenés automatiquement à les fuir ; d'une part, parce qu'ils prennent un phototropisme négatif les poussant à plonger, d'autre part, par action directe. Ils sont donc très armés pour se défendre contre leur action nocive. De même, les eaux concentrées plus lourdes sont au fond ; elles font monter les populations et diminuent le phototropisme négatif, ce qui amène le plankton à s'élever et à fuir le milieu dangereux.

Nous avons donné plus haut (page 465) les techniques qui nous ont servi à préparer les milieux dilués ou surconcentrés. Il est bien évident que l'on ne sait pas au juste quelles modifications on apporte à l'eau de mer normale lorsqu'on l'étend d'eau distillée, ou la surconcentre. Dans un cas comme dans l'autre, on fait varier dans des proportions indéterminées, la dissociation électrolytique des sels dissous, leurs rapports

réciroques, le nombre des ions et des molécules, etc. Mais il ne faut pas oublier que des modifications du même ordre se produisent dans la nature (apport d'eau douce par les cours d'eau terrestres, pluies persistantes, évaporations dans les mers fermées et les lagunes, etc.). Aussi, les expériences sur les variations de concentration ont-elles un grand intérêt biologique, que ne peuvent présenter celles sur l'action des eaux chargées artificiellement de substances chimiques apportées par l'expérimentateur et qui ne se rencontrent jamais dans les conditions naturelles.

Or, en présence de la généralité des réactions du plankton vis-à-vis des variations de concentration de l'eau marine, on peut se demander si ces réactions ne se sont pas trouvées fixées dans l'hérédité des êtres pélagiques, à la suite d'expériences réitérées dans le cours des siècles. Peu à peu, dans l'infinie variété des réactions possibles en face des variations du milieu, une sélection lente n'aurait conservé que les formes présentant les réactions favorables. Et l'uniformité de celles que nous constatons aujourd'hui vis-à-vis de la dilution et de la concentration, ne serait que le résultat de cette canalisation du hasard, de cette sélection. On comprendrait ainsi, dans cette hypothèse, la diversité du comportement des diverses espèces vis-à-vis des substances chimiques qu'elles n'ont pas ou très rarement rencontrées au cours d'expériences naturelles antérieures.

Quel est maintenant, le mécanisme d'action des variations de concentration sur le niveau de flottaison ? Ce ne sont sûrement pas les modifications du frottement interne de l'eau, de son coefficient de viscosité, qui sont en jeu. La surconcentration augmente bien ce coefficient, ainsi que la densité du liquide. Pour ces deux raisons, dans la théorie d'OSTWALD, les animaux doivent monter, puisque, d'une part, le frottement interne augmente ce qui ralentit la chute et que, d'autre part, l'excédent de poids diminue. C'est l'inverse qui se produit dans le cas de la dilution, le frottement interne diminue et l'excédent de poids augmente. En outre, les rames locomotrices ont un appui plus solide dans un milieu plus dense, plus fuyant dans un milieu plus dilué et le rendement de l'appareil locomoteur doit être meilleur dans l'eau concentrée que dans l'eau de mer normale, et à plus forte raison que dans l'eau diluée.

Il semble donc à première vue que la théorie physique d'OSTWALD, rende parfaitement compte des phénomènes et en donne une explication très simple et fort séduisante.

Mais nos expériences sur des Copépodes placés dans de l'eau rendue

visqueuse par diverses substances (gomme arabique<sup>1</sup>, etc.) donc à très grand frottement interne, ne nous ont montré aucune influence appréciable de la viscosité, même très forte, sur le niveau de flottaison et le rendement de l'appareil locomoteur.

Nous sommes donc autorisés à croire que ce facteur a une influence négligeable sur les mouvements de nos animaux.

D'autant plus que les larves, le plus souvent (nauplii, zoés, larves d'Annélides) sont beaucoup moins sensibles aux variations en plus, mais non en moins que les adultes. Ce fait ne peut se comprendre, si l'on admet la théorie du savant allemand. Pourquoi un tel facteur physique aurait-il une action variable avec l'âge des animaux ?

Quoiqu'il en soit, les larves résistent très bien à la surconcentration, même poussée assez loin. Elles y prennent, d'ailleurs, dans ces eaux denses un phototropisme négatif net, et semblent s'adapter sans trop de peine à leur nouveau milieu. On peut alors se demander si ce n'est pas sous la forme larvaire que les espèces des mers à forte salure se sont adaptées au milieu concentré où on les trouve. Elles y auraient alors évolué d'une manière distincte des formes océaniques libres dont elles seraient un phylum adaptatif.

Cette idée, que j'ai émise pour la première fois en 1913, semble recevoir une assez sérieuse confirmation par les recherches de A. LABBÉ sur la faune des marais salants, qui l'ont conduit à sa conception de l'allélogénèse.

Quant aux grandes mers et aux océans, les variations de concentration que leurs eaux présentent sont trop faibles pour qu'on puisse leur attribuer un rôle important dans les migrations journalières ou annuelles. Les *Observations méthodiques de température et de salinité à diverses profondeurs au large de Monaco, de décembre 1907 à mars 1914*, publiées par MM. J. RICHARD, M. OXNER et L. SIRVENT, montrent pour la Méditerranée des variations de salinité très faibles. Les écarts annuels maxima n'atteignent pas, en effet, 1 gramme par litre, le plus souvent.

Les espèces adultes que nous avons étudiées sont parfaitement insensibles à des variations aussi faibles et aussi lentes. Ce qui n'implique pas nécessairement une influence complètement nulle. Il se peut que ces variations retentissent assez fortement sur la fécondité, la vitesse de développement de nos animaux et aussi du phytoplankton. S'il y a des

1. En collaboration avec M. R. LÉVY, maître de conférences à l'Ecole Normale supérieure.

actions de ce genre, elles ne peuvent pas influencer la migration verticale journalière, mais seulement la productivité globale de la mer pendant ou au bout de plusieurs années. Un tel phénomène, s'il existe, doit être très lent, très progressif et pratiquement indéchiffrable.

Enfin, la sensibilité différentielle des êtres pélagiques qui se manifeste entre deux couches de concentrations différentes, doit jouer un rôle important en les empêchant de sortir des eaux qu'ils habitent, pour pénétrer dans des zones plus denses ou plus légères. La densité des courants, comme leur température, doit intervenir pour conserver pure leur faune primitive, lorsqu'ils pénètrent dans des eaux de salinité nettement différente.

La considération du rôle possible des sensibilités différentielles va peut-être nous permettre de concilier les deux opinions diamétralement opposées de CHUN et de GIESBRECHT, sur l'action des courants océaniques dans la répartition géographique des animaux pélagiques marins.

En 1880, SEMPER, dans son livre *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere*, s'occupe de l'influence des courants océaniques sur la répartition des animaux. Le chapitre « Courants et vents comme limites à la propagation des espèces » donne des exemples de formes qui ne sont pas favorisées dans leur propagation par les courants, soit parce qu'elles ne sont pas entraînées, soit parce qu'elles sont emportées dans des régions où elles ne peuvent pas vivre. Il démontre de plus, que les faunes d'îles voisines, entre lesquelles passe un courant suffisamment fort, ont de grandes difficultés à faire des échanges. A un seul endroit, SEMPER parle d'animaux pélagiques, quand il expose que devant le cap de Bonne-Espérance, le courant de Mozambique se distingue nettement des eaux environnantes par la richesse de sa faune. Dans le chapitre précédent, l'auteur parle aussi de la dispersion de certains animaux pélagiques par les courants et des moyens qu'ils employent pour utiliser ce mode de propagation. Il exprime l'opinion que les espèces qui ne possèderaient pas ces moyens à un degré suffisant seraient détruits par les courants.

CHUN s'appuie sur le travail de SEMPER et sur quelques observations hâtives et il s'exprime ainsi : « Je renvoie aux explications de SEMPER et je considère comme démontré que des courants et des vents de direction constante, non seulement servent à la propagation horizontale des animaux pélagiques, mais encore sont pour l'immense majorité de ceux-ci des barrières infranchissables. »

Et CHUN se donne une peine considérable à réfléchir par quels moyens

les espèces cosmopolites ont réussi à franchir les barrières des courants. Pour les Copépodes notamment, il en arrive à admettre que « les nombreuses soies, souvent bizarrement conformées fixées aux pattes et à la queue, rendent possible une légère adhérence aux branchies et autres parties appropriées du corps des poissons » !!!

GIESBRECHT, en 1892, dans ses *Copépodes pélagiques de la faune de Naples*, critique vivement les idées de CHUN, qu'il considère comme mal fondées. Pour lui, les courants, bien loin d'être des barrières infranchissables pour les animaux pélagiques, sont au contraire les facteurs principaux de leur propagation horizontale à travers les grands océans. C'est donc une opinion diamétralement opposée qu'il soutient.

Je suis disposé à croire que CHUN et GIESBRECHT ont tous deux en partie raison.

En effet, si un courant est franchement individualisé par une température et une salinité très différentes de celles des eaux qu'il traverse, il gardera sa faune primitive à peu près pure de tout mélange, par le jeu des sensibilités différentielles des animaux pélagiques. Les formes propres au courant n'en pourront pas sortir, les espèces des eaux extérieures n'y pourront pas entrer. Et dans ce cas, le courant fonctionnera comme une barrière infranchissable, ainsi que le dit CHUN.

Mais à mesure qu'il s'éloignera de son point d'origine, le courant verra sa température et sa concentration s'égaliser progressivement avec celles des eaux environnantes. L'écart thermique ou de salinité entre le courant et les eaux limitrophes diminuera peu à peu et tombera au-dessous du seuil nécessaire au déclenchement des réactions différentielles. Comme chaque espèce a son seuil particulier, le courant égrènera dans les mers qu'il traverse, et de plus en plus, les individus qu'il emportait primitivement, en même temps qu'il s'enrichira lentement en formes étrangères. Les échanges seront donc de plus en plus faciles et de plus en plus abondants, jusqu'à l'homogénéisation totale des faunes et la perte de toute individualité zoologique du courant. A partir du point où les échanges commencent, le courant distribue les espèces dans l'immensité des océans et fonctionne comme propagateur des êtres pélagiques, comme le proclame GIESBRECHT.

Ces considérations ne sont pas de simples vues de l'esprit. Elles reposent sur les faits que nous avons exposés dans la seconde partie de notre travail et aussi sur des observations faites dans la nature par divers auteurs et moi-même.

### Sur le géotropisme et les autres tropismes.

A propos de l'action directe de la lumière sur le niveau de flottaison, j'ai vivement critiqué l'abus qu'on fait du terme géotropisme. Je ne reviendrai donc pas sur cette discussion.

Le géotropisme vrai, au sens strict que j'attribue à ce mot, existe-t-il chez les organismes pélagiques? Je n'en sais rien, car aucune expérience vraiment probante, cruciale, n'a jamais été faite. Il est vrai qu'il est très difficile d'expérimenter sur des animaux mobiles, répondant à de nombreux stimuli très différents, d'action très variable, pour déterminer l'influence d'une force constante en direction et en intensité. En outre, le milieu aquatique est une condition gênante, qui augmente encore la difficulté des recherches à ce point de vue. Mais peut-être serait-il possible d'aborder l'étude expérimentale du géotropisme des animaux, en les soumettant à deux forces constantes en direction, dont on connaîtrait la valeur relative et le sens particulier à chaque instant. Par exemple, on pourrait soumettre les sujets en expérience à une force centrifuge de valeur connue et variable au gré de l'observateur, et voir s'ils prennent une direction selon la composante des deux forces, pesanteur et force centrifuge.

Pour ce qui est d'autres tropismes, rappelons que PARKER invoque un chemotropisme positif des mâles de *Labidocera aestiva* pour les femelles de cette espèce, qui les amènerait à les suivre dans leurs migrations verticales. Mais ce chemotropisme est purement hypothétique, aucun fait positif ne prouve son existence.

Les autres tropismes qu'on a voulu faire intervenir dans la migration verticale sont tellement rares ou tellement fantaisistes que leur action est pratiquement insignifiante. Le rhéotropisme existe pourtant chez certaines formes du plankton. Ainsi, il est très net chez un petit Copépode, *Euterpe acutifrons*, Dana.

On peut faire avec cette espèce, une très jolie expérience, montrant l'interférence de deux tropismes.

Dans un grand cristalliseur placé en face d'une fenêtre bien éclairée, on place du plankton frais, riche en *Euterpe*. Beaucoup d'individus de cette forme sont positifs vis-à-vis de la lumière et se placent sur le bord éclairé du vase, orientés dans la direction des rayons. On les reconnaît facilement parmi les autres espèces positives à leur petite taille et leur

nage particulière. A l'aide d'un agitateur en verre faisons tourner l'eau du cristalliseur. Tout le plankton est entraîné par le courant d'eau ainsi produit, sauf les *Euterpe*, qui se sont placées face au courant, nagent vigoureusement et résistent à l'entraînement. Elles ont donc pris une orientation perpendiculaire à leur direction primitive et la lumière semble ne plus avoir aucun effet sur eux. Ce n'est qu'une apparence due à la trop grande valeur du courant aquatique. Il suffit, en effet, de laisser ce courant s'amortir peu à peu, pour voir les *Euterpe* nager de moins en moins vite et s'incliner progressivement à mesure qu'il faiblit. Lorsque l'eau arrive au repos, les *Euterpe* ont repris la direction des rayons lumineux. Pendant la période d'amortissement, l'angle qu'ils forment à tout moment avec la direction de la lumière, mesure très visiblement la composante des actions orthogonales du rhéotropisme positif et du phototropisme de même signe.

Dans la nature, le rhéotropisme ne peut jouer aucun rôle appréciable dans la migration verticale journalière. Il en est de même pour tous les autres tropismes spéciaux invoqués.

## CHAPITRE II

### *Examen critique des théories proposées*

Nos résultats, fournis par de nombreuses années d'expériences et d'observations sur des formes très variées, nous permettent de nous faire une opinion sur les migrations verticales quotidiennes et de juger, au moins provisoirement, les théories générales explicatives proposées.

Des opinions et des hypothèses émises avant LOEB, nous ne retiendrons que celle de WEISMANN, qui comme nous l'avons vu (page 390) admet le rôle exclusif de la lumière. Les animaux seraient adaptés à une intensité lumineuse donnée, qu'ils « rechercheraient » plus ou moins haut suivant les circonstances. Cette idée n'a été appuyée par WEISMANN sur aucune expérience. Sous sa forme primitive, elle est beaucoup trop simpliste et ne tient aucun compte d'un très grand nombre de facteurs qui entrent en cause et souvent d'une manière puissante.

De même, les idées de CHUN qui fait régler la migration quotidienne

par les variations thermiques seules ne sont pas soutenables. Le facteur température a certes un rôle qui, dans certaines circonstances peut, devenir capital, mais les variations thermiques journalières sont beaucoup trop faibles et trop lentes, comme BOGUSLAWSKI l'a montré, pour produire un mouvement diurne appréciable.

La théorie purement héliotropique de J. LOEB est également insuffisante. Certes la lumière est un facteur prédominant, mais ce ne sont pas les variations périodiques de l'héliotropisme animal qui seules peuvent expliquer les mouvements verticaux quotidiens. Le mécanisme est certainement beaucoup plus complexe, comme STEUER et d'autres l'ont déjà dit. Le renversement périodique du phototropisme n'a pas la régularité que LOEB lui assigne, et il est loin d'être synchrone avec les jours et les nuits. En outre, la lumière n'a pas sur les animaux qu'une simple action phototropique. En dehors de celle-ci, elle les fait s'enfoncer ou s'élever directement, si l'on peut dire, et cet effet est tout à fait à part d'une action directrice quelconque. La température, la salinité, la composition chimique de l'eau, etc., agissent également dans des directions diverses et ont une influence qui est très loin d'être négligeable et peut même souvent être plus puissante que celle de l'énergie lumineuse. LOEB a bien été obligé d'en tenir compte, comme nous l'avons vu dans l'exposé de sa théorie. Mais, même sous la forme très modifiée qu'il lui donne plus tard, elle ne peut pas s'appliquer à tous les organismes pélagiques. Certains sont dirigés par les rayons lumineux, d'autres ne le sont pas et même pour les animaux phototropiques, LOEB néglige par trop d'autres facteurs externes et internes dont l'influence est souvent très importante. Une théorie simple ne peut pas rendre compte de tous les faits, et c'est faire preuve d'une hardiesse quelque peu exagérée que de généraliser les résultats de quelques expériences de laboratoire, sur quelques formes trop peu étudiées, à tout le monde planktonique considéré dans la nature.

C'est pourquoi, tout en retenant l'intérêt de la notion des réactions tropiques, je ne puis admettre la théorie loebienne comme une explication suffisante et adéquate de la migration diurne. Elle est manifestement impuissante à rendre compte des faits réels que l'on observe dans les conditions naturelles et doit être fortement modifiée.

Quant au géotropisme, j'ai déjà dit ce que je pensais de l'emploi, que je trouve abusif, de ce mot. J'admets, parce que l'expérience prouve son existence et la puissance de son effet, une action directe de la lumière

sur le niveau de flottaison. Elle correspond aux variations du géotropisme sous l'influence de l'énergie lumineuse décrite par divers auteurs, et, à mon sens, joue un rôle puissant dans la répartition verticale des animaux.

Pour les autres tropismes qu'on a voulu faire intervenir dans le phénomène de la migration, j'estime qu'ils sont fantaisistes, ne reposent sur aucun fondement sérieux, sur aucune base expérimentale solide, et, s'ils existent, n'ont aucun effet appréciable.

La théorie physique d'OSTWALD est très intéressante pour coordonner et expliquer de nombreux faits morphologiques qui s'observent dans le monde pélagique, surtout en ce qui concerne les Radiolaires, les Diatomées, les Péridiniens, etc. Sans doute aussi contient-elle une grande part de vérité en ce qui concerne les oscillations irrégulières du plankton passif, au voisinage du point critique de flottaison. Mais elle ne peut pas s'appliquer aux migrations actives quotidiennes du plankton, qui sont un tout autre phénomène. Malgré tous les efforts d'OSTWALD, sa discussion de la migration journalière est extrêmement faible. Il est impossible de croire à la remontée des animaux tombés en profondeur, par l'effet de courants ascensionnels verticaux passant au travers d'une surface qui descend. Pourquoi ce courant de descente ne les entraînerait-il pas? Il y a dans tout ce paragraphe une obscurité évidente : on sent que l'auteur lutte contre des difficultés physiques et biologiques qu'il n'arrive pas à vaincre.

Aussi, à mon sens, cette théorie doit être écartée complètement pour le problème spécial qui nous occupe. Tout au plus, peut-on l'appliquer, comme nous l'avons vu, au mécanisme de chute des Méduses d'hydraires, contractées par une excitation violente. D'ailleurs, elle n'a jamais été prise sérieusement en considération par les auteurs qui ont étudié la migration verticale active.

RÜTTNER, à la suite de ses recherches sur les migrations du plankton d'eau douce, ESTERLY, à propos du plankton marin, déclarent que la théorie d'OSTWALD est inapplicable, et c'est l'avis unanime de tous les chercheurs qui ont travaillé la migration diurne.

Restent à discuter les conceptions de MENKE, sur l'existence d'un rythme physiologique plus ou moins déclenché ou modifié par la lumière et provoquant la descente ou la montée. J'avoue n'avoir jamais constaté la présence de tels rythmes d'origine interne et n'avoir même jamais songé à les rechercher. J'ignore donc s'ils se trouvent plus ou moins nets,

chez les formes que j'ai étudiées. Ce sera l'objet des recherches futures de préciser et d'éclairer ce point.

Si la présence de rythmes physiologiques est constatée d'une manière assez générale, leur influence possible ne pourra être négligée dans l'explication des mouvements verticaux. Et il faudra déterminer si ce sont réellement des rythmes d'origine interne. Je crois pour ma part, et les expériences de MENKE semblent elles-mêmes le prouver, qu'ils ont pris naissance par le jeu périodique des facteurs externes, puis sont passés peu à peu à l'état d'habitudes entretenues par une mémoire plus ou moins frustrée et plus ou moins persistante. Ils seraient alors devenus pour quelque temps d'origine interne, se manifesteraient en l'absence de tout stimulus extérieur. Il serait très intéressant de suivre leur évolution dans le temps (à l'obscurité constante) et de voir si, peu à peu, ils ne s'amortiraient pas pour disparaître d'une manière définitive, à la longue. On aurait ainsi un bon matériel chez les organismes pélagiques, pour étudier l'acquisition des souvenirs, leur évolution et leur durée, toutes questions fort importantes pour la psychologie comparée.

Peut-être pourrait-on aussi faire acquérir aux animaux planktoniques d'autres rythmes, déclenchés par l'action de certains facteurs externes, en particulier la température, agissant périodiquement. Par exemple, on pourrait chauffer l'eau où ils nagent vers 25° et ainsi les faire plonger, mais à certaines heures seulement. Il est possible qu'au bout d'un certain temps de ce régime, ils aient acquis un rythme automatique durable quelques jours, à température ordinaire constante.

Quoi qu'il en soit, pour le moment, la question des rythmes physiologiques doit être réservée, jusqu'à plus ample informé.

Récemment (1923) Dora EYDEN mesure la vitesse de chute dans l'eau, de *Daphnia pulex* narcotisée. Elle constate que le poids spécifique varie avec l'état de nutrition, le nombre d'œufs ou de larves dans la poche incubatrice et aussi les heures de la journée. Il y aurait un maximum un peu après le lever du soleil et un minimum moins net vers midi. *Daphnia pulex* est plus abondant en surface un peu avant le lever du soleil et plus rare de minuit à l'aurore, et aussi quand le soleil éclaire l'eau directement. Elle conclut que les variations du poids spécifique doivent être prises en considération dans la recherche des causes de la distribution verticale du plankton.

Il n'est pas très sûr que ce rythme dans la densité des animaux ait une grande importance : car rien ne prouve que les organismes vivants

ne réagissent pas contre les variations de leur densité propre par une nage plus vigoureuse ou plus rapide, de manière à régler leur niveau de flottaison. Avant de conclure des Daphnies anesthésiées aux Daphnies vivantes, il faudrait s'assurer au laboratoire que celles-ci présentent bien un rythme dans la répartition verticale correspondant aux variations du poids spécifique.

Il nous reste maintenant à examiner les travaux d'ESTERLY. Dans l'ensemble, cet auteur applique des méthodes voisines de celles qui m'ont servi. Mais il n'étudie que fort peu de facteurs. C'est surtout avec la lumière qu'il travaille dans des conditions variées : obscurité, lumière diffuse faible, lumière forte, lumière artificielle d'intensités diverses. Il éclaire soit latéralement pour noter l'effet phototactique, soit verticalement par-dessus et par-dessous pour voir l'action directe sur le niveau de flottaison (géotropisme). Rarement, il a fait varier le facteur température et exceptionnellement le degré de salinité. En somme, ses recherches ont porté dans des directions beaucoup moins nombreuses que les miennes. Il n'a pas examiné les sensibilités différentielles qu'il a pourtant rencontrées (chez *Calanus* et *Sagitta* par exemple). Mais en revanche, il a pu constater l'existence de rythmes géotropiques nets, surtout chez *Acartia tonsa*, *Acartia clausi* et en partie chez *Calanus finmarchicus*.

Il a montré, en outre, l'importance de l'influence du milieu d'où l'on tire les individus d'une même espèce, sur la valeur et le signe de leurs réactions. Je n'ai guère eu à tenir compte de ce facteur, ayant travaillé sur des formes de surface surtout. Mais de la lecture attentive des mémoires d'ESTERLY résulte une constatation importante. Les formes du Pacifique ne réagissent pas de la même manière que les individus de même espèce de la Manche, et aussi ne se comportent pas de la même façon dans la nature. Ainsi, à ROSCOFF, *Acartia clausi* est toujours une espèce de surface presque exclusivement et elle a toujours un puissant phototropisme positif très stable. Elle ne paraît guère descendre en profondeur et c'est vrai aussi en Méditerranée, tandis qu'à La Jolla, on la pêche très bas et elle présente une belle migration verticale. De même pour *Calanus finmarchicus*, on peut constater des différences nettes dans le comportement au laboratoire et dans les habitudes à la mer. De même encore, et plus nettement, pour *Sagitta*. Dans la Manche, cette dernière forme n'a pas le phototropisme positif intense qu'ESTERLY signale et se trouve fréquemment à la surface, même pendant l'été et l'automne, mais l'eau du large ne dépasse guère 15-17° C.

Il est donc intéressant de voir les individus d'une même espèce modifier complètement leurs habitudes et leurs réactions physiologiques, selon les conditions locales ou géographiques où ils se trouvent. Ce fait montre à l'évidence la plasticité des organismes pélagiques, l'étendue de leurs potentialités physiologiques et combien il faut être prudent dans les conclusions qu'on peut tirer d'expériences déterminées.

Cette prudence, ESTERLY la possède à un très haut degré, il constate des faits, mais ne donne aucune hypothèse sur le mécanisme de la migration verticale diurne. Je serai plus hardi, et, sans m'illusionner sur la valeur générale et la précarité des théories, je vais donner dans le chapitre suivant mes conceptions actuelles sur la migration quotidienne. A coup sûr l'avenir déterminera ce qu'elles valent et la justice qu'il faut leur rendre.

### CHAPITRE III

#### *Mes conceptions*

Dans les pages qui précèdent, j'ai critiqué les diverses théories que l'on a proposées pour expliquer le mécanisme de la migration verticale journalière. J'espère avoir montré qu'aucune d'elles n'est satisfaisante dans sa totalité et qu'elles sont beaucoup trop exclusives. En outre, elles reposent trop souvent sur de pures conceptions idéales, sans aucune base expérimentale solide. Mais, s'il est toujours facile de critiquer et d'attaquer des théories, il est beaucoup plus mal commode de remplacer les idées détruites et de construire un nouvel édifice, une nouvelle hypothèse explicative. Et pourtant, il faut bien, malgré la difficulté de la tâche, faire œuvre positive, établir une nouvelle explication provisoire, coordonnant les faits acquis, ne serait-ce que pour orienter les recherches futures et permettre aux autres de combattre nos idées, comme nous avons combattu celles de ceux qui nous ont précédé. Mais, les conceptions que nous allons exposer auront du moins le mérite de s'appuyer sur une longue série de recherches et de travaux, dont elles ne sont en quelque sorte qu'une synthèse générale.

Pour le moment donc, je conçois le mécanisme de la migration quoti-

dienne des organismes pélagiques phototropiques (qui sont de beaucoup les plus abondants) de la manière suivante.

Le facteur principal de la migration journalière est la lumière. Le rythme des mouvements diurnes et nocturnes est tellement lié aux variations lumineuses que, dès l'origine des recherches, on a fait le rapprochement de cause à effet. Seule, l'interprétation du mode d'action de l'énergie lumineuse a été très variable et très discutée. Je crois qu'une bonne partie des discussions, doit son origine à ce qu'on a cru à une action simple de la lumière. J'espère avoir montré que cette idée est inexacte. La lumière, sur un être pélagique, produit des effets très divers : photocinèse, phototropisme, mise en jeu de réactions de sensibilité différentielle, action directe sur le niveau de flottaison. Selon les circonstances, tel ou tel effet se produira plutôt que tel autre, à intensité lumineuse constante, et tantôt il apparaîtra du phototropisme pur, tantôt une plongée ou une ascension sans rapport aucun avec une réaction phototropique.

Le second facteur très important qui intervient sur la migration est la température de l'eau. Comme la lumière, la température a une action complexe et non pas simple, comme on l'a cru. Dans certaines conditions, en particulier autour de ce que j'ai appelé les *points critiques*, l'action thermique peut masquer ou annihiler complètement l'effet de l'excitant lumineux et l'on comprend que des auteurs pourtant très sagaces, comme CHUN, se soient laissé tromper par cette influence prépondérante, au point de nier le rôle de la lumière.

Pour moi, je pense que la majorité des animaux pélagiques est adaptée à une intensité lumineuse optimum qui est toujours réalisée dans une mer un peu profonde. Chaque espèce, et même chaque individu, aurait ainsi son optimum lumineux caractéristique. En outre, chaque animal, peut être modifié, sensibilisé ou désensibilisé, par des agents physico-chimiques extrêmement nombreux, d'origine externe ou interne. De telle sorte que la zone optimum pour un individu donné, n'est pas une étroite bande d'eau où l'intensité lumineuse est constante et adéquate, mais une épaisse couche verticale, qu'il explore irrégulièrement par le jeu de ses sensibilisations successives et de ses sensibilités différentielles.

La zone optimum se déplace avec l'âge de l'animal, son état physico-chimique du moment, s'élève ou s'abaisse en fonction d'une foule de facteurs externes ou internes qui interfèrent entre eux. Il en résulte qu'une espèce déterminée, représentée toujours par une foule d'individus

disparates, aura une aire de répartition verticale assez grande, pour une intensité lumineuse extérieure constante.

Sous l'action d'influences physiques (température, concentration) ou chimiques (teneur en  $\text{CO}_2$ , O, acidité, basicité, etc.), les individus peuvent être sensibilisés ou désensibilisés vis-à-vis de la lumière et ainsi s'adapter à des zones d'éclairement variable. Tout ceci me paraît faire comprendre pourquoi des individus de même espèce vivent les uns à la surface ou tout près, les autres à plus de 200 mètres.

Les nombreuses pêches pélagiques que j'ai pratiquées en mer, l'étude du matériel planktonique recueilli par l'EIDER en face de Monaco, de 1907 à 1914, et dans trois couches différentes (de 210 à 140 mètres, 140 à 70 mètres, 70 à 0 mètre) m'ont permis de constater qu'une espèce déterminée de Copépode pélagique, à phototropisme moyen, présente le plus souvent une répartition verticale qu'on peut traduire par le graphique ci-contre (fig. XL).

Le sommet de la courbe correspondrait à l'éclairement optimum pour le type moyen de l'espèce.

Les formes de surface diurnes sont fortement positives et le restent souvent au laboratoire; les formes de profondeur sont en général négatives au laboratoire, parce qu'elles y trouvent une intensité lumineuse trop grande, au-dessus de l'optimum. Et nous avons vu (page 463) que si l'on obscurcit fortement la région du tube qui les contient, elles deviennent positives et se localisent dans une zone d'ombre à l'intensité lumineuse de laquelle elles sont adaptées pour le moment.

Ceci nous amène à comprendre le rôle des réactions tropiques. D'une façon générale, les tropismes dans la nature n'interviennent que d'une manière fort discrète. Ils ne se révèlent dans toute leur pureté que si l'occasion leur en est fournie, soit dans certaines circonstances naturelles très particulières, soit au laboratoire.

Imaginons un Copépode pélagique nageant en équilibre, dans la zone d'intensité lumineuse à laquelle il est adapté. Sa course est irrégulière, capricieuse, en apparence désordonnée, car on ne peut pas se rendre compte de tous les facteurs qui le dirigent. Supposons qu'il soit sensibilisé pour la lumière, par une action externe ou interne (rencontre d'une couche plus dense ou plus froide par exemple), ou bien que l'intensité lumineuse extérieure diminue assez fortement. Dans les deux cas, la zone optimum remonte, se déplace vers le haut. La surface va jouer le rôle d'une source lumineuse, directe ou diffuse suivant la profondeur

considérée. Les rayons parcourent l'eau dans de nombreuses directions, mais parmi toutes celles-ci, l'une d'elles est franchement privilégiée. Chez l'animal resté dans une zone maintenant au-dessous de l'optimum, soit par sensibilisation, soit par variation d'intensité lumineuse extérieure, il se déclanche, comme nos expériences nous l'ont montré, des mouvements phototactiques positifs. Si l'animal est très sensible et très phototropique, il remonte en ligne droite jusqu'à la nouvelle zone optimum. S'il est peu sensible, il va suivre un chemin ascendant extrêmement capricieux. En effet, sans cesse des actions diverses et nom-

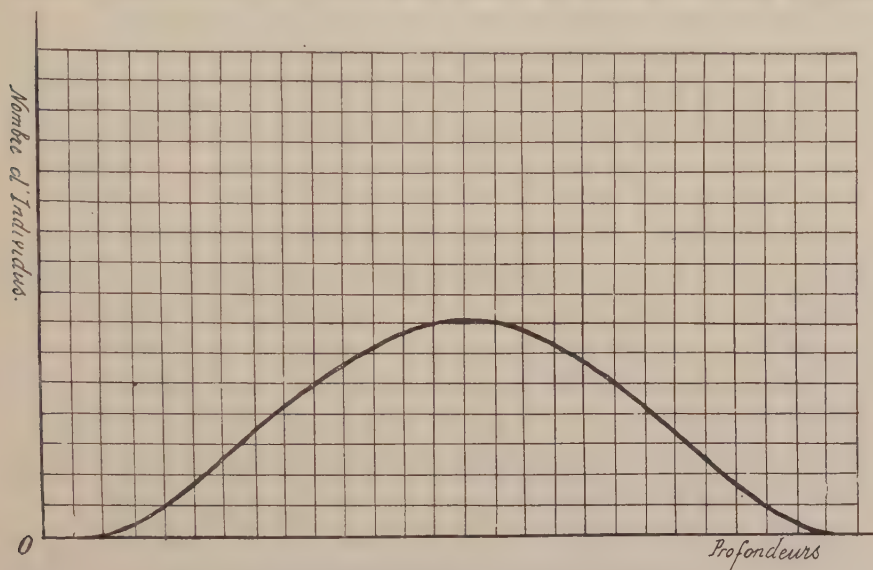


FIG. XL. Courbe de répartition des *Copépodes* en profondeur.

breuses, interférant entre elles, vont modifier le trajet suivi, pourront même aller jusqu'à détruire pour quelque temps tout phénomène phototropique. Mais l'action de la lumière est, en direction, la plus constante de toutes ; il en résulte qu'à la longue son influence finit par prédominer, et l'animal arrivera plus ou moins vite à se trouver dans la zone convenable. Dans cette course, notre Copépode peut d'ailleurs être modifié plus ou moins par les diverses couches qu'il rencontre, *par le jeu même de son activité*, de telle sorte qu'il aboutira à une autre adaptation lumineuse que celle du départ. Nous voyons donc que l'animal doit être considéré comme un mécanisme très compliqué, ou plutôt comme une série de mécanismes se régularisant et se contrôlant les uns les autres, qui en font un être très délicat, très souple et très sensible, obéissant à

des influences très diverses, de sens très variables. La résultante de toutes ces actions est un trajet d'apparence fort capricieuse, mais rigoureusement déterminé et d'amplitude verticale parfois très grande.

Les résultats observés sont en somme comparables à ceux que l'on peut constater chez les animaux terrestres phototropiques. Dans une chambre, par exemple, ils paraissent avoir une activité désordonnée, suivent des trajets capricieux et souvent imprévus, mais finissent toujours par se rapprocher de la source et atteindre la fenêtre, s'ils sont positifs.

Chez les larves où le système nerveux n'est pas affiné, ni éduqué par l'expérience; où n'existent que quelques sensibilités impératives pour des excitations brutales, en particulier vis-à-vis de la lumière, le trajet est beaucoup plus direct et la réaction se voit dans toute sa pureté. Mais on ne doit pas conclure de celle-ci, comme l'a fait LOEB, à tout le plankton, adultes compris. Au fur et à mesure qu'il travaille, le système nerveux se perfectionne et s'affine, répond à de nouvelles excitations qui ne l'impressionnaient pas à l'origine et devient moins sensible à la lumière dont l'effet s'émousse. On a quelque chose de comparable, toutes proportions gardées, à ce que l'on observe chez les enfants et les peuples frustrés, qui réagissent fortement aux lumières vives, aux objets brillants et aux couleurs criardes. Point n'est besoin de faire intervenir le Weismannisme et la transmission héréditaire d'une matière photosensible hypothétique dans ces faits bien connus.

Quand l'intensité lumineuse passe au-dessus de l'optimum, il se développe chez les animaux un phototropisme négatif; quand elle tombe au-dessous de l'optimum, il apparaît un phototropisme positif. Et dans les deux cas, les réactions tropiques qui se manifestent aboutissent, en règle générale, à ramener les animaux dans la zone d'intensité lumineuse à laquelle ils sont adaptés, et où leur phototropisme est nul ou indifférent. Et ainsi, les réactions phototactiques donnent l'apparence d'être étroitement adaptatives.

Si l'on y réfléchit quelque peu, on pourra sans peine se rendre compte que tout ceci se rapproche étroitement des faits signalés par PFEFFER, JENNINGS, H. Munro FOX, GARREY et tant d'autres, chez les anthérozoïdes de mousses et de fougères, les Infusoires ciliés et flagellés, dans leur comportement vis-à-vis des substances chimiques diffusant dans l'eau qu'ils habitent.

Pour fixer les idées, prenons un exemple emprunté à JENNINGS dans

ses recherches sur *Paramecium caudatum*. Il a montré que ces infusoires sont sensibles à l'action des acides, en particulier l'acide carbonique, introduits en un point de la préparation où on les examine. Si l'acide est faible, ils manifestent pour lui un chimiotactisme positif, s'il est concentré la réaction devient négative.

Prenons le cas d'une bulle de  $\text{CO}_2$  introduite sous le couvre-objet de la préparation. Les paramécies se dirigent vers la bulle et se maintiennent au contact, dès le début de l'expérience. Mais à mesure que le gaz se dissout et diffuse, elles s'écartent et forment un anneau de plus en plus large. En dedans de l'anneau, les infusoires sont négatifs pour l'acide et s'écartent de la bulle qui joue le rôle d'un centre de diffusion, en dehors, elles sont positives et se rapprochent. Finalement, elles se localisent dans une zone annulaire où leurs tropismes sont nuls ou indiffé-

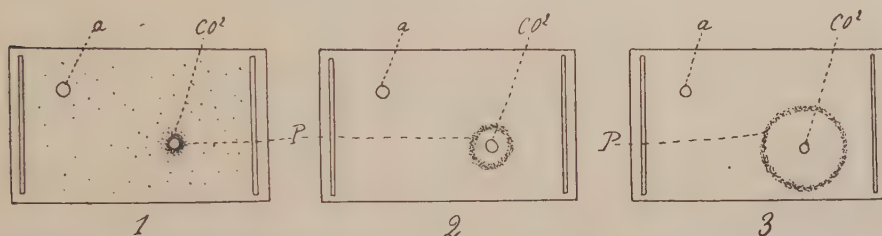


FIG. XLI. Action de l'acide carbonique sur *Paramecium caudatum* (d'après H.-S. JENNINGS). 1, au début de l'expérience ; 2, deux minutes après ; 3, 18 minutes plus tard ; a, bulle d'air, introduite sous le couvre-objet ;  $\text{CO}_2$  bulle d'acide carbonique ; P, Paramécies.

rents, et qui correspondrait à notre zone d'intensité lumineuse optimum. La figure XLI, empruntée à JENNINGS, montre le phénomène avec une netteté et une précision que ne pourront jamais donner les êtres planktoniques dans leur distribution verticale.

Je pense que pour la majeure partie des animaux pélagiques, en particulier les Copépodes, on a des réactions du même type, vis-à-vis de la lumière.

A mon sens celle-ci joue le principal rôle dans la migration journalière, pour des conditions extérieures moyennes. Si la température est au-dessous de  $15^\circ$ , la lumière agira souvent presque seule dans le phénomène, et la migration aura des chances d'être très belle et très nette. Mais si la température dépasse  $20^\circ$ , son influence commence à devenir importante et à troubler le mouvement qui se produit sous l'action de l'énergie lumineuse, et plus on se rapprochera du point critique, en général

vers 25°, plus la perturbation sera grande et plus le mouvement paraîtra compliqué. Il arrivera même un moment où la lumière n'aura plus qu'un faible rôle par rapport à celui de l'excitant thermique et la migration pourra fort bien n'avoir plus lieu ou même changer de sens.

La température de l'eau est donc un facteur qui, dans certaines circonstances, peut devenir prépondérant, plus efficace que la variation lumineuse et aussi plus durable. Son action permet de comprendre la pauvreté en plankton des eaux superficielles de nos mers le jour comme la nuit, pendant la saison chaude.

Des faits analogues, mais beaucoup moins communs, peuvent se produire sous l'action des autres conditions physico-chimiques du milieu, en particulier de la concentration, de la teneur en sels et en gaz dissous, de la présence d'oxygène ou de substances réductrices (dues surtout aux fermentations et décompositions d'origine bactérienne), de l'acidité ou de la basicité du milieu.

Par ordre d'importance donc, nous pouvons classer les facteurs externes qui provoquent ou modifient la migration verticale diurne, de la manière suivante :

1° La lumière qui, dans les conditions moyennes, a l'influence nettement prédominante ;

2° La température qui devient très importante, peut même détruire l'action lumineuse, lorsqu'elle dépasse 20° ;

3° Les autres facteurs du milieu (concentration, aération, etc.).

Pour ces derniers dans des circonstances très exceptionnelles, on peut constater une influence prédominante, comme dans le cas de la température. Par exemple, quand le taux de dilution de l'eau atteint une valeur critique qui provoque l'enfoncement ou le changement de signe de la réaction phototropique.

On se rend compte que toutes ces influences peuvent interférer entre elles et aboutir à des résultats très variés. Comme d'autre part, chaque espèce et même chaque individu possède sa modalité propre de réaction vis-à-vis d'un facteur déterminé, on comprend qu'on puisse avoir tous les intermédiaires entre une migration très belle et très parfaite, où la lumière agit à peu près seule, et une migration nulle ou inverse dans laquelle les facteurs accessoires peuvent troubler plus ou moins le mouvement, l'accélérer ou le retarder, voire même l'abolir ou le renverser.

Si l'on se souvient en outre, que la sensibilité des animaux peut varier dans de grandes limites suivant une foule de circonstances externes ou

internes, on conçoit quelle variabilité pourra présenter la migration verticale diurne, lorsqu'on l'observera dans la nature.

Il paraît donc difficile d'admettre qu'une théorie simple quelconque, puisse expliquer tous les faits observables et constatés et il semble plus sage et plus conforme à la réalité de supposer que dans les diverses hypothèses explicatives proposées se trouve une part plus ou moins grande de vérité. On conçoit aussi combien il est difficile de prédire *a priori*, la distribution du plankton dans une mer ou un grand lac et à quels déboires on s'expose en ne considérant qu'un ou deux facteurs externes.

Je crois donc qu'il faut faire son deuil d'une explication unique pour expliquer la migration journalière et aussi de l'espoir de trouver une loi générale et simple qui permette de la prévoir dans tous les cas.

Pendant le jour, dans des conditions moyennes (température de l'eau ne dépassant pas 20° — temps clair ou soleil — concentration homogène et normale, — mer peu agitée), les animaux seront donc échelonnés de la surface à une certaine profondeur, selon leur sensibilité particulière et la position de leur zone optimum individuelle.

A mesure que le soleil décroît sur l'horizon, l'angle que ses rayons forment avec la surface de l'eau diminue et l'on sait que la proportion des rayons réfléchis à ceux qui pénètrent augmente très rapidement. En profondeur donc, la variation sera toujours plus rapide et plus brusque qu'en surface. Quand le soleil passe au-dessous d'un certain angle presque toute la lumière est renvoyée dans l'atmosphère et c'est dans les eaux la nuit presque complète, bien que le soleil ne soit pas encore couché pour les animaux terrestres. On doit donc avoir à ce moment une variation de l'intensité lumineuse du milieu aquatique, très brusque et très forte.

La migration des animaux de profondeur doit vraisemblablement commencer de très bonne heure, avant la fin du jour, elle se poursuit après le passage du soleil à l'horizon et après son coucher puisque la zone optimum remonte sans cesse. L'obscurité et la migration commencent donc par les couches habitées les plus profondes où l'action de la lumière se fait sentir. Les habitants de celles-ci s'élèvent progressivement jusqu'à leur zone optimum qui se rapproche continuellement de la surface. Or, dans les nuits obscures, cette zone n'est jamais réalisée et les animaux arrivent nécessairement et successivement jusqu'à la surface qui pour tous est le « plafond » définitif. On comprend alors la richesse inouïe des pêches pélagiques nocturnes, aussi bien en espèces qu'en individus. Toujours, dans les mers peu profondes, le plankton de

nuit est très chargé de formes benthoniques (Amphipodes, Ostracodes, Cumacés, Harpacticidés, etc.) attirées en surface par le même mécanisme.

Si dans leur marche ascensionnelle, les animaux rencontrent des eaux plus chaudes ou plus diluées ou encore d'aération différente, elles vont modifier plus ou moins leur trajet, les sensibilités différentielles vont entrer en jeu, et ces eaux fonctionneront comme barrière ou comme freins selon leur température ou leur degré de dilution. A coup sûr, elles modifieront la montée, soit dans son rythme, soit dans son amplitude.

Les habitants des couches les plus superficielles (pour fixer les idées, admettons jusqu'à 50 mètres de profondeur), auront le temps d'arriver jusqu'à la surface, et leur densité commencera à s'y élever même avant le coucher du soleil. Ils l'atteindront progressivement selon leur sensibilité individuelle et spécifique, la rapidité de leur nage et la profondeur d'où ils sont partis.

Les formes des eaux plus profondes auront trop de chemin à parcourir, n'atteindront pas la surface libre, d'autant plus qu'elles seront sans doute arrêtées par la température de plus en plus élevée des couches supérieures. Et par conséquent, il doit se produire en profondeur une migration verticale, insoupçonnée si l'on ne pratique pas des pêches systématiques à des niveaux très profonds. On doit aussi penser que cette migration sous-marine probable doit être décalée dans le temps, avancée, par rapport à celle de surface. Il est possible aussi qu'elle n'ait lieu que pendant un temps très court.

On a vu plus haut que, pour moi, la localisation des animaux dans la zone lumineuse optimum serait due au déclenchement de réactions d'ordre tropique. Mais il ne faut pas oublier que ces réactions sont fortement aidées par les variations de l'action directe de la lumière sur le niveau de flottaison. Cet effet régulateur, dans un sens ou dans l'autre, est loin d'être négligeable, comme nous l'avons constaté et il se modifie nécessairement en même temps que l'intensité lumineuse. Il va concourir puissamment avec les réactions phototropiques déclanchées, à conduire les animaux dans la zone d'adaptation.

Lorsque la lumière revient, le plankton émigre en profondeur par échelons successifs, mais beaucoup plus vite, pour reprendre peu à peu la position de départ. En effet, beaucoup d'animaux sont sensibilisés à l'action de la lumière par un séjour prolongé à l'obscurité, ils ont un phototropisme négatif qui tend à les faire plonger, l'influence directe sur le niveau de flottaison est à son maximum et travaille dans le même sens

ainsi que la pesanteur. Pour toutes ces raisons, la descente sera beaucoup plus rapide que l'ascension. Elle pourra même commencer avant le retour de la lumière dans les nuits très obscures, car j'ai souvent constaté qu'un séjour très prolongé à l'obscurité totale amène un tassement des animaux sur le fond des vases d'expérience. Je crois qu'il est dû à une diminution des mouvements natatoires par disparition de l'effet photocinétique de l'excitant lumineux.

Pour les formes non phototropiques, la montée et la descente seraient produites par les variations de cette photocinèse et le jeu de leurs sensibilités différentielles.

Telles sont, dans leurs grandes lignes, les conceptions auxquelles j'arrive. On voit qu'elles empruntent à divers auteurs et à certaines des hypothèses que nous avons examinées, leurs idées principales. WEISMANN a fourni la notion de l'adaptation à une intensité lumineuse particulière, mais je ne l'ai acceptée qu'après vérification expérimentale. De LOEB, j'ai retenu l'influence des réactions phototropiques, mais l'expérience a démontré que le phototactisme joue un rôle très différent de celui que lui attribue le biologiste américain. La migration n'est plus considérée comme produite uniquement par des variations du signe de l'héliotropisme, celui-ci ne jouerait au contraire qu'un rôle de second plan. Enfin, les théories qui font intervenir le géotropisme ont été aussi mises à contribution. Mais je ne me sers pas du terme géotropisme, et rapporte les effets qu'on lui a imputés à une action directe de la lumière sur le niveau de flottaison.

C'est l'expérimentation au laboratoire qui m'a conduit à faire ce choix dans les idées de mes prédécesseurs. Je sais toutes les critiques que l'on peut faire et que l'on a faites sur la transposition des résultats de laboratoire dans la nature et combien il faut être prudent pour conclure des faits expérimentaux à ce qui se passe dans les conditions naturelles normales « *in the field* ». Mais je me suis cru autorisé à le faire pour plusieurs raisons.

Tout d'abord, la méthode expérimentale m'a révélé les modalités et les possibilités de réaction des animaux vis-à-vis de nombreux facteurs externes, leurs « potentialités » physiologiques, en quelque sorte. Je n'ai retenu pour l'explication de la migration journalière verticale, que les facteurs susceptibles d'agir dans la nature. De plus, je me suis assuré que ces facteurs pouvaient se voir réellement en action à la mer et y tra-

vaillaient, toutes proportions gardées, comme au laboratoire. En d'autres termes, j'ai conduit de front l'expérimentation et l'observation « in the field ». Je me suis donc entouré de toutes les précautions possibles.

Il est cependant certain que je n'ai pas tenu compte de tous les facteurs qui interviennent dans les conditions naturelles, que j'en ai sûrement laissé passer et que mon explication ne peut être considérée comme s'appliquant à tous les organismes pélagiques. Elle doit donc être envisagée simplement comme une hypothèse provisoire, que les recherches futures complèteront, perfectionneront peu à peu, ou détruiront plus ou moins. Elle aura du moins le mérite d'avoir montré, je l'espère, toute la complexité du problème de la migration diurne, dont l'explication paraît si facile au premier abord.

On a pu se rendre compte que dans les idées exposées ci-dessus, je ne fais jouer aucun rôle aux rythmes physiologiques signalés par MENKE et ESTERLY. Non pas que je nie leur existence, mais je ne les ai pas vus, sans doute parce que je ne les ai pas recherchés. Si réellement ils existent et présentent une assez grande généralité, il faudra en tenir un sérieux compte dans une théorie de la migration. Toutes les questions et tous les problèmes posés par les rythmes vitaux seront à envisager dans l'étude du comportement des organismes pélagiques et prendront sans doute une actualité nouvelle. Certains faits donnent à penser que les rythmes vitaux jouent peut-être un rôle important dans les migrations quotidiennes de quelques organismes du plankton. Ainsi WALTERS a signalé que les Méduses entraînées dans les mers polaires, continuent les mouvements verticaux réguliers toutes les 24 heures, malgré la durée considérable de l'éclairement et de la nuit dans la zone glaciale. RÖMER a fait la même constatation pour les Cténophores d'Islande. Quoiqu'il en soit, nous devons attendre le résultat des recherches futures sur ce sujet, avant d'avoir une opinion ferme.

### RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

En définitive, nous arrivons aux conclusions suivantes :

La migration verticale journalière est due à l'influence des facteurs externes suivants :

1<sup>o</sup> La *lumière* qui provoque le mouvement, le dirige et en partie règle directement le niveau de flottaison ;

2° La *température* qui agit en modifiant plus ou moins l'action de l'énergie lumineuse et peut renverser le signe du phototropisme. A des températures supérieures à 20°, elle provoque l'enfoncement du plankton et son effet peut devenir prédominant;

3° Les *facteurs accessoires* dans les conditions moyennes. Ce sont le degré de salinité, la composition chimique, les gaz dissous. Dans certaines circonstances très exceptionnelles, ils peuvent prendre une importance capitale.

Les mécanismes mis en jeu par les êtres pélagiques sont les *tropismes*, surtout le *phototropisme*, les *sensibilités différentielles* et des réactions d'adaptation à des intensités optimum d'excitation du groupe des *pathies*.

Quant aux causes d'origine interne, en particulier les *rythmes physiologiques*, leur existence est possible, mais il faut attendre le résultat des recherches à venir pour se rendre compte de leur rôle exact.

### BIBLIOGRAPHIE

1912. ALLEE (W.-C.). An experimental analysis of the relation between physiological states and rheotaxis in Isopoda. (*Journ. Exp. Zool.*, XIII, p. 269-344.)
1913. — Further studies on physiological states and rheotaxis in Isopoda. (*Ibid.*, XV, p. 257-295.)
1908. BAUER (V.). Ueber die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysiden mit besonderer Berücksichtigung der doppelsinnigen Reizbarkeit der Augen. (*Zeitsch. f. allg. Physiol.*, VIII, p. 343-370, 3 fig.)
1909. — Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis. Erwiderung an J. LOEB. (*Biol. Centralb.*, XXIX, p. 77-82, 1909.)
1868. BERT (P.). Les animaux voient-ils les mêmes rayons lumineux que nous? (*Mém. Soc. Sc. phys. et nat.*, Bordeaux, VI.)
1869. — Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. (*Archiv. de physiol.*, II.)
1897. BIRGE (E.-E.). The vertical distribution of the limnetic Crustacea of lake Mendota. (*Biolog. Centralb.*, XVII, p. 371-375.)
1902. BREHM (V.). Zusammensetzung, Verteilung und Periodizität des Zooplanktons im Achensee. (*Zeitsch. d. Ferdinandeums. Innsbruck*, 3 flge, H. 46.)
1899. BURKHARDT (G.). Faunistische und systematische Studien über d. Zooplankton. (*Revue Suisse de Zoologie*, Bd. VII.)

1900. — Quantitative Studien über der Zooplankton des Vierwaldstättersees (*Mitt. natur. Ges. Luzern.*)
1910. — Zur Kontroverse zwischen BAUER und LOEB über Phototaxis des Planktons. (*Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr.* III, p. 196-200, 1910.)
1886. CHUN (C.). Ueber die geographische Verbreitung der pelagisch lebenden Seethiere. (*Zool. Anzeig.* IX, Jahrg. p. 55-79, 71-75.)
1886. — Die pelagische Thierwelt in grosseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. (*Bibliotheca zoologica*, H. 1, 66 p., 5 tabl.)
1902. CZAPEK (F.). Stoffwechselprozesse in der geotrop. gereizten Wurzelspitze u. in phototropisch, sensiblen Organen. (*Berichte d. bot. Ges.* Bd. XX.)
1903. — Stoffwechselprozesse bei Hydrotrop. und bei Phototrop. (*Berichte d. bot. Ges.* Bd. XXI.)
1894. DAHL (F.). Ueber die horizontale und verticale Verbreitung der Copepoden im Ocean. (*Verh. Deutsch. Zool. Gesell.*)
1896. — Die Verbreitung freischwimmender Thiere im Ocean. 1896.
1897. DAVENPORT (C.) and CANNON (W.-B.). On the determination of the direction and rate of movement of organisms by light. (*Journ. Physiol.*, XXI.)
1899. DAVENPORT (C.-B.) and LEWIS (F.-T.). Phototaxis of *Daphnia*. (*Science.* IX.)
1914. DICE (L.-R.). The factors determining the vertical movements of *Daphnia*. (*Journ. An. Behav.* 4. p. 229-265.)
1906. DITLEVSEN (H.). Forsog over nogle Planktondrys forhold overfor lys. (*Ov. Danske Vid. Selsk. Forh. Référ. Zool. Jahresber.* 1906.)
1907. ESTERLY (C.-O.). The reactions of *Cyclops* to light and to gravity. (*Am. Journ. Physiol.*, 18, p. 47-57.)
- 1911 a. — Diurnal migrations of *Calanus finmarchicus* in the San-Diego region during 1909. (*Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, IV, p. 140-151.)
- 1911 b. — The vertical distribution of *Eucalanus elongatus* in the San-Diego region during 1909. (*Univ. Calif. public. zool.*, VIII, p. 1-7.)
1912. — The occurrence and vertical distribution of the Copepoda of the San-Diego region, with particular reference to nineteen species. (*Ibid.*, IX, p. 253-340, 7 fig.)
- 1917 a. — Specificity in behavior and the relations between habits in nature and reactions in the laboratory. (*Ibid.*, 16, p. 393-400.)
- 1917 b. — The occurrence of a rhythm in the geotropism of two species of plankton Copepods when certain recurring external conditions are absent. (*Ibid.*, XVI, p. 393-400.)
- 1917 c. — Field research and laboratory experiment : their places in ascertaining and explaining habits in nature. (*Bull. Scripps Ins.*, n° 4, p. 1-15.)
1919. — Reactions of various plankton animals with reference to their diurnal migrations. (*Univ. Calif. publ. zool.* Vol. XIX, n° 1: p. 1-83.)
1910. EWALD (W.-F.). Ueber Orientierung Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen. (*Biolog. Centralb.*, XXX, p. 1-16, 49-63, 379-384, 385-399.)

1912. — On artificial modification of light reactions and the influence of electrolytes on Phototaxis. (*Journ. Exp. zool.*, XIII, p. 591-611.)
1923. EYDEN (D.). Specific gravity as a factor in the vertical distribution of Plankton. (*Proceed. Cambridge Philos. Soc.* Vol. I n° 1 49-55.)
1921. FOX (H. Munro). An investigation into the cause of the spontaneous aggregation of flagellates and into the reactions of flagellates to dissolved oxygen. (*Journ. Gen. Physiol.*, Vol. III, n° 4, p. 483-499.)
1921. — Methods of studying the respiration exchange in small aquatic organisms, with particular reference to use of flagellates as an indicator for oxygen consumption. (*Ibid.*, Vol. III, n° 5, p. 565-573.)
- 1882-83. FUCHS (Th.). Beiträge z. Lehre über den Einfluss d. Lichtes auf die bathymetrische Verbreitung d. Meeresorganismen. (*Verh. K. K. geolog. Reichsanstalt.* Wien.)
1911. FRANZ (V.). Weitert Phototaxisstudien : I. Zur Phototaxis bei Fischen. II. Phototaxis bei marinen Crustaceen. III. Phototaktische Lokomotionsperioden bei Hemimysis. (*Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr.* Supp. ser., III, p. 1-23.)
1912. — Zur Frage der verticalen Wanderungen der Planktontiere. (*Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde*, VII, p. 493-499.)
1913. — Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere. (*Zool. Jahrb. Abth. f. allg. Zool. u. Physiol. der Tiere*, XXXIII, p. 259-286, 1 fig.) |
1892. GIESBRECHT (W.). Fauna und Flora des Golfes von Neapel. (Pelagische Copepoden. Bd XIX.
- GOLDSMITH (M.). Une contribution à la question des tropismes. (*Bull. Inst. Psych.*)
1900. GARREY (W.-E.). The effect of ions upon the aggregation of flagellated Infusoria. (*Am. Journ. Physiol.* III, p. 291-315.)
1884. GRABER (V.). Grundlinien z. Erforschung d. Helligkeits u. Farbensinnes d. Tiere. (*Prag-Leipzig. Tempsky Freitag.*)
1909. GRAFE (V.) und LINSBAUER (K.). Zur Kenntniss der Stoffwechseländerungen bei geotropischer Reizung. (*Sitzungsb. der K.-K. Akad. der Wissch.* in Wien. CXIX, p. 907-916.)
1910. — (*Ibid.*, CXVIII, CXIX, p. 827-852.)
1923. GRIFFITHS. Le phytoplankton des amas d'eau douce et les facteurs qui déterminent sa présence et sa composition. (*Journ. of Ecology.*, T. XI, n° 2, Londres.)
1890. GROOM (T.-T.) and LOEB (J.). Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. (*Biol. Centr.*, X, p. 160-177.)
1913. GRUBER (J.). Das problem der Temporal und Lokalvariation der Cladoceren (*Biol. Centralb.* Bd. XXXIII.)
1905. HAECKER (V.). Finales und Kausales u. d. Tripylenskelett. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. LXXXIII.)

1905. — U. d. biolog. Bedeutung d. feineren Strukturen d. Radiolarien-Skelettes. (*Jenaisch. Zeitsch. f. Naturw.* Bd. XXXIX N. F. Bd. XXXII.)
1907. HARPER (E.-H.). The behavior of the plankton larvae of *Corethra plumicornis*. (*Journ. Comp. Neurol. and Psychol.* XVII. p. 435-456, 5 fig.)
- 1897 JENNINGS (H.-S.). Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. I. Reactions to chemical, osmotic and mechanical stimuli in the ciliate Infusoria. (*Amer. Journ. Physiol.* XXI, p. 258-322.)
1904. JUDAY (C.). The diurnal movement of plankton Crustacea. (*Trans. Wisc. Acad. Sc. Arts and Letters*, XIV, p. 534-568.)
1908. LO BIANCO (S.). Sviluppo larvale, metamorfosi e biologia della « Trigla di fango ». (*Mitt. Zool. St. Neapel.* Bd. XIX.)
1893. LOEB (J.). Ueber kunstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ und umgekehrt. (*Arch. ges. Physiol.* LIV, p. 81-107, 6 fig.)
1906. — Ueber die Erregung von positivem Heliotropismus durch Saure, insbesondere Kohlensaure und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. (*Ibid.* 115 p. 564-584.)
1908. — La dynamique des phénomènes de la vie. (*Edition française.* Félix Alcan, Paris.)
1908. — Ueber Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. (*Biol. Centralb.* XXVIII, p. 732-736.)
1913. — Die Tropismen. Handbuch der vergl. Physiol. v. Hans Witterstein. IV. (Reizaufnahme, Reizleitung und Reizbeantwortung, XII-997 pp. 3 pl., 175 fig. Iena, Fischer.)
1907. — Concerning the theory of tropisms. (*Journ. exp. Zool.* Bd. IV.)
1911. MENKE (H.). Periodische Bewegungen und ihr Zusammenhang mit Licht, und Stoffwechsel. (*Arch. ges. Physiol.* CXL, p. 39-91, 1 fig.)
1881. MEREJKOWSKY (C.). Les Crustacés inférieurs distinguent-ils les couleurs? (*Compt. Rend. Acad. Sc. Paris*, T. XCIII, p. 6, 1160.)
1911. MICHAEL (E.-L.). Classification and vertical distribution of the Chaetognatha of the San-Diego region, including redescription of some doubtful species of the group. (*Univ. Calif. Publ. Zool.* VIII, p. 21-186, pl. 1-8.)
1913. — Vertical distribution of the Chaetognatha of the San-Diego region, in relation to the question of isolation vs. coincident distribution. (*Amer. Naturalist.* XLVII, p. 17-49.)
1916. — Dependence of marine biology upon hydrography and necessity of quantitative biological researchs. (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, XV.)
1905. MONTI (R.). Un modo di migrazione del plankton fin qui sconosciuto. (*Rendiconti R. Inst. Lomb. Ser. II. T.* XXXVIII.)
1905. — Physiobiologische Beobachtungen an den Alpenseen zwischen d. Vigezzo u. d. Onsernonetal. (*Forschungsber.* 2. Plon. Bd. XII.)
1909. MOORE (B.). Observations of certain marine organisms of : a) variations in reaction to light, and b) diurnal periodicity of phosphorescence. (*Biochem. Journ.* T. IV, p. 1-29.)
1902. OSTWALD (W.). Zur theorie des Planktons. (*Biolog. Centralb.* Bd. XXII, p. 596-605, 609-638.)

1903. — Zur Lehre vom Plankton. (*Naturw. Wochensch.* N. F. Bd. II.)
1903. — Zur Theorie d. Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen. (*Archiv. f. ges. Physiol.* Bd. XGV.)
1903. — Zur Theorie der Schwebevorgänge sowie der spezifischen Gewichtsbestimmungen schwebender Organismen. (*Archiv. ges. Physiol.* Bd. XCIV.)
1903. — Theoretische Planktonstudien. 1 U. d. Beziehungen des Planktons zu dem Gehalte d. Wassers an gelösten Stoffen. (*Zool. Jahrb. Abt. Syst.* Bd. XVIII.)
1903. — Ueber eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktonologie, insbesondere u. d. Bedeutung des Begriffes der « innere Reibung » des Wassers für dieselbe. (*Forschgsb. Plon.* Bd. a X.)
1908. — U. d. Litchempfindlichkeit tierischer Oxydasen u. über d. Beziehungen dieser Eigenschaft zu den Erscheinungen des tierischen Phototropismus. (*Biochem. Zeitschr.* Bd. X.)
1902. PARKER (G.-H.). The reactions of Copepods to various stimuli and the bearing of this on daily migrations. (*Bull. U. S. Fisch. Comm.* XXI, p. 103-123.)
1914. PATTEN (B.-M.). A quantitative determination of the orienting reaction of the blowfly larva (*Calliphora erythrocephala*). (*Journ. Exp. Zool.* XVIII, p. 213-280.)
1915. PHIPPS (C.-G.). An experimental study of the behavior of Amphipods with respect to light intensity direction of rays and metabolism. (*Biol. Bull.* XXVIII, p. 210-223.)
1920. PHILLIPS (T.). Chemical and physical changes during geotropic response. (*Bot. Gazette.*)
1901. RADL (E.). Ueber den Phototropismus einiger Arthropoden. (*Biolog. Centralb.* XXI, p. 75-86.)
- 1910 a). ROSE (M.). Sur quelques Tropismes. (*Comp. rend. Acad. Sc. Paris*, 6 juin.)
- 1910 b). — Tropismes et Sensibilités différentielles. (*Assoc. franc. Avanc. des Sc. Congrès de Toulouse*, août.)
1912. — Recherches biologiques sur le Plankton (1<sup>re</sup> note). (*Bull. Inst. Océanog.*, n° 237, 10 juil.)
1913. — Recherches biologiques sur le Plankton (2<sup>e</sup> note). (*Ibid.*, n° 276, 15 déc.)
1921. — Recherches biologiques sur le Plankton (3<sup>e</sup> note). (*Ibid.*, n° 385, 20 fév.)
1922. — Sur les réactions d'un Copépode marin. *Idya furcata*, Baird. (*Bull. Soc. Zool. de France.* XLVII, n° 8-9, p. 367-370.)
1923. — Recherches biologiques sur le Plankton (4<sup>e</sup> note). (*Bull. Inst. Océanog. Monaco*, n° 425, 25 avril.)
1924. — Recherches biologiques sur le Plankton, 5<sup>e</sup> note. (*Ibid.*, n° 439, 15 fév.)
1924. — Action du Ph extérieur sur le phototropisme des Copépodes pélagiques marins. (*Arch. de Physique Biolog.*, III, n° 2, mars.)
1909. RÜTTNER (F.). Ueber tagliche Einwanderung von Planktontiere unter dem Eise und ihre Abhängigkeit vom Lichte. (*Internat. Rev. ges. Hydrob. u. Hydrogr.* p. 397-423.)
1905. — Ueber das Verhalten des Oberflacherplanktons zu verschiedenen Tageszeiten im grosser Plönersee und in zwei nordböhmischen Teichen. (*Forschungsab. a. d. biol. Station zu Plon*, T. XII, p. 35-63.)

1899. SCHAUDINN (F.) und RÖMER. Vorl. Bericht. u. zoolog. Untersuchungen im nordl. Eismeer. (*Verh. d. deutsch. Zool. Ges.*)
1902. SCHOUTEDEN (H.). Le phototropisme de *Daphnia magna*, Strausz. (*Ann. Soc. Entomol. Belgique*, T. XLVI.)
1894. SCOTT (Th.). Report on Entomostraca from the gulf of Guinea. (*Trans. of the Linnean Soc. London*, Vol. VI, P. 1, p. 160.)
- SHELFORD (V.-E.). Physiological differences between marine animals from different depths. (*Puget Sound Mar. Stat. Publ.*, I, p. 157-174, pl. 29.)
1900. STEUER (A.). Das Zooplankton der alten Donau bei Wien. (*Biol. Centralb.* Bd. XX, p. 25.)
1910. — Planktonkunde (1 vol., 723 p., Leipzig und Berlin.)
1911. THIENEMANN (A.). Die Temporalvariation der Planktonorganismen und ihre Erklärung. (*Naturwiss. Vochenschr.* Bd. X.)
1898. THOMPSON (J.). Report on the Copepoda collected by Fowler from Research. (*Proc. zool. Soc. London.*)
1900. TOWLE (E.). A study in the heliotropism of *Cypridopsis*. (*Amer. Journ. Physiol.*, T. III.)
1876. WEISMANN (A.). Das Thierleben im Bodensee. (*Schriften Verein. gesch. Bodensee*, Bd. VII.)
1900. WESENBERG-LUND (C.). Von dem Abhängigkeitsverhältniss zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Susswassers. (*Biol. Centralb.*, Bd. XX.)
- 1904-08. — Planktoninvestigations of the Danish lakes. Copenhagen.
1908. WOLTERECK (R.). Ueber naturliche und kunstliche Varietätsbildung bei Daphniden. (*Verh. d. deutsch. Zool. Gesellsch.*)
1909. — Weitere experimentelle Untersuchungen über Artwanderung, spezielle über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. (*Ibid.*, 1909.)
1911. — Beitrag Zur Analyse der Vererbung erworbener Eigenschaften. (*Ibid.*)
1913. — Ueber Funktion, Herkunft und Entstehungursachen der sogen «Schwebefortsätze» pelag. Cladoceren. (*Zoologica*, H. 67.)
1899. YERKES (R.-M.). Reaction of Entomostraca to stimulation by light. (*Amer. Journ. Physiol.* III, p. 157-182.)
1900. — Reactions of *Daphnia* and *Cypris*. (*Ibid.*, IV, p. 405-422.)
1903. — Reactions of *Daphnia pulex* to light and heat. (*Mark Anniversary*, Vol. p. 361-377.)

# DEUXIÈME THÈSE

---

## PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

*Géologie.* — Le rôle du plankton dans la formation des sédiments.

*Botanique.* — Les Algues du plankton.

*Vu et approuvé.*

Paris, le 8 Mai 1925.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,  
MOLLIARD

*Vu et permis d'imprimer.*

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,  
PAUL APPELL





